Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der vegetativen u. generativen Organe des Sporophyten von Selaginella Kraussiana A. Br.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der Philosophischen Fakultät der

Philipps - Universität zu Marburg

vorgelegt von

Wilhelm Eiffert

aus Körle.

Marburg 1935

Buch- und Kunstdruckerei Wilh. Postberg, Bottrop i.W.

Als Dissertation angenommen am 10. 5. 35.

Berichterstatter: Professor Dr. Claussen.

Tag der mündlichen Prüfung: 15. 5. 35.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

Meinen Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554414_0064

Methodik.

I. Herkunft und Behandlung des Untersuchungsmaterials.

Meine Untersuchungen machte ich an der in Afrika beheimateten Spezies Selaginella Kraussiana A. Br. Ich verwandte im Gewächshaus des botanischen Gartens der Universität Marburg gezogene Pflanzen und zwar zumeist junge, die ein Epikotyl von etwa 1—5 cm Länge zur Ausbildung gebracht hatten. Jedoch wurden auch ältere in hinreichender Zahl zur Untersuchung herangezogen.

Ich schnitt ihre äußersten Triebe in der Entfernung einiger Millimeter von den Sproßenden ab und fixierte sie sofort. Es bewährte sich dabei das Fixierungsgemisch Chromsäure-Eisessig (1 Teil Chromsäure, 3 Teile Eisessig, 96 Teile Aqua dest.). Zur besseren Durchfixierung war ein gründliches Evakuieren mit der Wasserstrahlpumpe erforderlich. Die Zeit von 10—12 Stunden erwies sich bei der Fixierung als hinreichend. Nach 4—5stündigem Wässern in Schwimmerchen wurde das Material die Alkoholreihe hochgeführt und durch Alkohol-Xylolgemische mit steigendem Xylolgehalt in reines Xylol gebracht. Zur Erhaltung der natürlichen Form der Pflanzen war es zweckmäßig, in den einzelnen Stufen die Zeitdauer von 2 Stunden einzuhalten. Die Einbettung geschah über eine Lösung aus Paraffin in Xylol in reines Paraffin vom Schmelzpunkt 52° C. Nach etwa 8—10 Tagen waren die Objekte zum Ausbetten fertig. Zur Herstellung geeigneter Schnitte war es zweckmäßig, die Orientierung schon während des Ausbettens an Hand der Dorsiventralität der Pflanze vorzunehmen. Die Dicke der Mikrotomschnitte betrug für schwach entwickeltes Material 5—6 μ, für kräftigeres 7—10, zuweilen auch 12 μ. Zum Färben vegetativer Sproßsysteme wurde mit Erfolg das Haematoxylin-Verfahren nach Heidenhain angewandt. Zur Gegenfärbung diente eine Lösung von Eosin in Nelkenöl. Generative Sprosse färbten sich besser mit Haemalaun.

In vielen Fällen konnte ich zum Erkennen der Wachstumsvorgänge in der Region des Stammscheitels von Querschnitten keinen Gebrauch machen, da die starke Konvexität des Vegetationskegels ein hinreichendes Studium seiner peripheren Struktur nicht zuließ. Ich mußte mir daher Aufsichtsbilder durch Freipräparieren verschaffen. Dazu verwandte ich Pflanzen, die durch Alkohol fixiert und ungefähr ein Jahr in Eau de Javelle gebleicht wurden (Eau de Javelle wurde von Zeit zu Zeit erneuert). Die so gebleichten Objekte bewahrte ich dann in absolutem Alkohol unter Zusatz einiger Tropfen konzentrierter Salzsäure auf. Oft

war nach dieser Behandlung das Material hinreichend durchsichtig. Jedoch empfahl es sich, zur Erreichung völliger Transparenz noch Behandlung mit Chloralhydrat vorzunehmen. Auf diese Art transparent gemachtes Material diente mir ebenfalls zum Studium der Flächenstruktur der Blätter und ihrer Anlagen, der Ligula und der Sporangien, aber auch zur Betrachtung des inneren Baues der Organe durch optische Schnitte.

II. Anfertigung von Zeichnungen.

Alle Zeichnungen, außer der Figur 1, wurden mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates bei ca. 1400facher Vergrößerung aufgenommen. Beim Studium der Wachstumsvorgänge des Urmeristems in der Stammscheitelregion verfuhr ich in der Weise, daß ich mir zunächst durch Kombination verschiedener optischen Schnitte ein ungefähres Bild davon zu machen suchte, dann aber durch Drehen und Wenden des Vegetationskegels die Oberfläche sorgsam aufnahm. Wenn ich mich dabei auch vorzugsweise des Zeichenapparates bediente, so blieb es doch nicht aus, daß ich hin und wieder mit der Hand korrigierend eingreifen mußte. In all den Fällen, in denen ich die Aufsicht der Scheitelregion von der Spitze dargestellt habe, ist zur besseren Veranschaulichung ihres Baues die Krümmung des Kegels weniger konvex gehalten als sie in Wirklichkeit ist. Die zugehörigen optischen Schnitte sind unter Beibehaltung ihrer Proportionen einander etwas angeglichen worden.

Räumliche Darstellungen wurden durch Kombination von Schnittbildern und Aufnahmen an freipräparierten Objekten gewonnen und ihre Perspektiven unter Zuhilfenahme des Reduktionszirkels ausgeführt.

III. Bezeichnung der Schnittebenen.

Im Hinblick auf die dorsiventrale Ausgestaltung des Sproßsystems der Pflanze habe ich mich bezüglich der Benennung der Schnitte der Ausdrücke Frontal-, Sagittal- und Querschnitte bedient. Unter Frontal- und Sagittalschnitten sind Längsschnitte zu verstehen. Der erstere schneidet die Sprosse der Pflanze parallel der Ebene, in der sich die ganze Pflanze verzweigt, der letztere steht senkrecht dazu. Querschnitte schneiden beide Schnittebenen unter 90°.

Betrachtungen über den Habitus der Pflanze.

Wie allgemein die Sporophyten der Selaginella-Arten besitzt Selaginella Kraussiana zwei gleiche, opponierte Keimblätter, die sich über den Boden erheben. Das Epikotyl nimmt seinen Ursprung in Form eines zur Mediane der Keimblätter gekreuzten, echt gegabelten Systems. Beide ursprünglich gleich langen Gabeläste sind zu einander spiegelbildsymmetrisch ausgestaltet. Bald nach der Entfaltung nimmt das Sproßsystem der Selaginella Kraussiana eine mehr oder weniger plagiotrope Lage ein. Die Verzweigungsfolge am Epikotyl ist von einer klaren Gesetzmäßigkeit beherrscht: Durch geförderte Entwicklung eines abwechselnd rechts und links gelegenen Gabelastes in einer Ebene erhält das Sproßsystem rein äußerlich monopodialen und wedelförmigen Charakter, allerdings nicht in dem Maße wie bei anderen stark verzweigten Spezies.

Fig. 1.

Habitus eines Sproßstückes mit 9 Blattpaaren 1—9 zwischen zwei Verzweigungsstellen. Oberblätter mit Zahl ohne, Unterblätter mit Zahl mit ′ bezeichnet. wt Wurzelträger.

1

Bekanntlich entstehen die Blätter von Selaginella Kraussiana, wie bei der Mehrzahl der Selaginellen, als dimorphe Gebilde in je zwei Längsreihen. Die auf der lichtzugekehrten Seite (Dorsalseite) des Sprosses entspringenden kleineren Blätter sollen mit Hofmeister als Oberblätter, die größeren auf der lichtabgekehrten Seite (Ventralseite) als Unterblätter bezeichnet werden. Oberblätter und Unterblätter stehen zueinander in kreuz-

weise alternierenden, decussierten Paaren (Fig. 1). Die Anzahl der Blattpaare zwischen zwei Verzweigungsstellen des Sprosses ist ziemlich konstant. So tragen geförderte Sprosse 7—9, geminderte 5—7 Paare, wenn man das hinter dem Verzweigungssattel erscheinende von Al. Braun (1) näher beschriebene Unterblatt und das mit ihm entwicklungsgeschichtlich auf gleicher Höhe erscheinende, ihm schräg opponierte Oberblatt nicht außer acht läßt (vgl. die Blätter 9 u. 9' in der Fig. 1). Dies Paar setzt die Alternation der vorangegangenen Blattpaare fort.

Dorsal entspringt annähernd im Verzweigungswinkel in der Regel ein Wurzelträger (Fig. 1, wt), der durch positiv geotropische Krümmung dem Boden zugeführt wird. Zum Fruktifikationsprozeß kann jeder geminderte Ast auswachsen, indem er sich negativ geotropisch aufrichtet und dabei seine Dorsiventralität fast restlos verliert. Die Zahl der den isomorphen Sporophyllpaaren noch vorangehenden Unter- und Oberblätter variiert stark.

Die Achsen der vegetativen Sprosse sind im Querschnitt mehr oder weniger elliptisch und von einem zentralen oder zwei lateral verschobenen Leitbündeln durchzogen. Im letzten Falle sind beide unmittelbar hinter einer Gabelungsstelle des Sprosses durch eine Queranastomose verbunden. Oft sieht man beide Leitbündel zwischen zwei Gabelstellen der Aeste zu einem verschmelzen. Die generativen Sprosse besitzen kreisrunden Achsenquerschnitt und sind in der Regel nur von einem zentral gelegenen Leitbündel durchzogen.

Scheitelwachstum und Verzweigung der Sprosse.

Eine Zusammenstellung der Literatur über das Scheitelwachstum und die Verzweigung der Sprosse innerhalb der Gattung Selaginella bringt A. Wand (2) (1914). Seine Zusammenfassung der gezeitigten Ergebnisse geht dahin, daß es unter den Selaginellen einen allgemein gültigen Modus des Scheitelwachstums nicht gibt, ja, daß selbst ein und dasselbe Individuum während seiner Entwicklung verschiedene Wachstumsarten zeigt. So fand Treub (3) für Selaginella Martensii das Wachstum sowohl mit einer zweischneidigen als auch dreischneidigen Scheitelzelle vor sich gehen. Wand's Untersuchungen ergänzen den Befund über die Labilität des Entwicklungsganges dadurch, daß er noch ein Wachstum mit zwei Scheitelzellen und Initialen fand. Es seien aus Wand's Arbeit nur die für meine Untersuchungen wichtigen Ergebnisse über Selaginella Kraussiana hervorgehoben. Er findet bei dieser Art das Wachstum nach den Sproßordnungen modifiziert vor. So gibt er für den Hauptsproß und die Seitensprosse I. Ordnung ein Wachstum mit zwei Scheitelzellen an. Die Seitensprosse II. und höherer Ordnung weisen eine „im Querschnitt dreiseitige Scheitelzelle" auf. Fruktifikationssprosse und vegetative Seitensprosse höherer Ordnung führen „eine nicht genau anzugebende Zahl von Initialen".

Die Verzweigung ist nach Wand's Angaben ebenfalls in ihrer Art nach den Sproßordnungen verschieden. Am Hauptsproß fand er echte Dichotomie, aber auch die Weiterexistenz der Scheitelzellen des Muttersprosses, indem sie „die Führung am geförderten Tochtersproß übernahmen". Die Verzweigung der Seitensprosse bezeichnet er schlechthin als dichotomisch, weist aber in einigen Einzeldarstellungen des Verzweigungsvorganges Modifikationen nach.

In ihren Darstellungen über das Wachstum mit zwei Scheitelzellen divergieren Wand und Strasburger (4). Während Strasburger diesen bei Selaginella Wallichii die Form eines von fünf Flächen begrenzten Keiles zuspricht, fand Wand sie bei S. Kraussiana von tafelförmiger Gestalt und vierflächig begrenzt.

Bruchmann (5) sieht bei S. Kraussiana die Verzweigungen, namentlich die ersten des Epikotyls (Hauptachse im strengen Sinne), in derselben Weise vor sich gehen, wie Treub bei S. Martensii, nennt sie jedoch nicht monopodial, sondern modifiziert dichotomisch.

Diese gegensätzlichen Mitteilungen ließen eine Nachuntersuchung berechtigt erscheinen. Die Bilder, die ich in Schnittpräparaten zu Gesicht bekam, überzeugten mich nicht von den Angaben

Wand's, der sich in seiner Abhandlung auf die Beschreibung frontaler Längsschnitte beschränkt.

Zu Beginn meiner Untersuchungen schien die Wachstumsweise der Sprosse so kompliziert zu sein, daß ich daran zweifelte, etwas darüber mit Bestimmtheit aussagen zu können. Die Lösung der Aufgabe, aus dem Nebeneinander der verschiedenen Entwicklungsstadien das Nacheinander zu erschließen, ist nur mit einiger Sicherheit möglich, wenn man das Teilungsgesetz kennt. Doch die Untersuchung zahlreicher Scheitel auf Längs- (Sagittal- u. Frontal-) und Querschnitten und an durchsichtig gemachten Präparaten läßt erkennen, daß eine ähnlich konstante Teilungsweise, wie in den Scheiteln der Sporogone der Leber- und Laubmoose und den Stammscheiteln mancher Farne und aller Equiseten, nicht vorhanden ist.

Man beachtet zwar an manchen Sproßscheiteln der S. Kraussiana Zellen, die den Eindruck von zwei- und dreischneidigen Scheitelzellen machen (zweischneidig = Fig. 20, dreischneidig = Fig. 9b₂) und die auch zeitweise Segmente in regelmäßiger Form bilden, doch erlischt ihre Tätigkeit nach kurzer Zeit und in benachbarten Segmenten entstehen neue Scheitel von verschiedenem Bau, womit die Verzweigung der Achsen verbunden ist. In vielen Fällen entstehen Tochtersprosse, die eine Scheitelzelle nicht aufweisen, sondern in ähnlicher Weise wachsen wie der Thallus von Marchantia, nämlich mit Scheitelkante.

Die Feststellung der Entwicklungsweise im Einzelfalle ist zwar nicht mit voller Sicherheit möglich, aber mehrere Kriterien, wie Wanddicke, Knickungsstärke der Wände, Lage der Kernteilungsspindeln, Lage der Schwesterkerne zueinander u. a., lassen doch eine gewisse Analyse der Zellnetze zu.

Ich erläutere nun meine Befunde an einigen Beispielen.

I. Scheitelwachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle.

A. Wand gibt für S. Kraussiana für den Fall, in dem das Wachstum der Sprosse nur mit einer Scheitelzelle vor sich geht, „eine im Querschnitt dreiseitige Scheitelzelle" an. Nach Bruchmanns Vermutung (1909), die ich bestätigen kann, kommen auch zweischneidige Scheitelzellen vor und zwar vornehmlich an Seitenzweigen höherer Ordnung. Sie zeichnen sich durch gleiche Gestalt und Teilungsweise aus, wie die von Pfeffer (6) und später von Treub (3) genauer beschriebene Scheitelzelle von S. Martensii.

Auch die Segmentaufteilung geht so vor sich, wie es beide Autoren für S. Martensii beschreiben. Sie ist jedoch zum Verständnis des Folgenden so wichtig, daß ich mich mit dem bloßen Hinweis auf ihre Angaben nicht begnügen kann, sondern eine Wiederholung unter Berücksichtigung der Besonderheiten der Segmentzerlegung von S. Kraussiana für angebracht halte.

Die erste in dem nach dem Scheitel zu konkaven Segment auftretende Wand erinnert in ihrem Verlauf an den der Sextantenwand in den durch eine dreischneidige Scheitelzelle gebildeten Segmenten radiär gebauter Sprosse der Bryophyten und Pteridophyten und ist von Pfeffer Quadrantenwand genannt worden (q

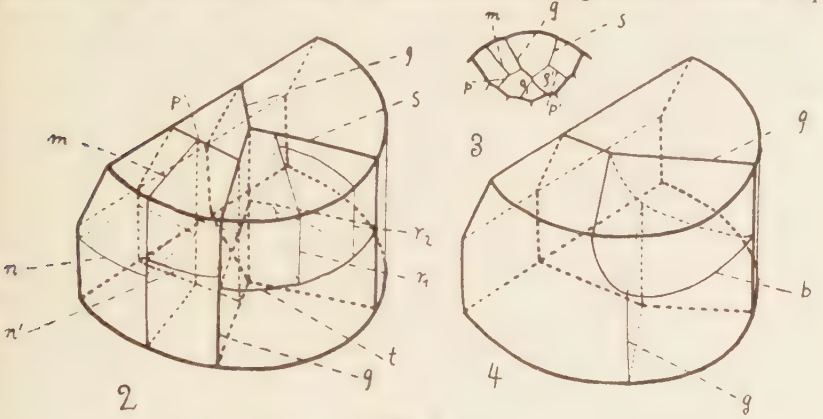


Fig. 2.

Schematisches Bild der normalen Aufteilung eines durch eine zweischneidige Scheitelzelle gebildeten Segmentes. q Quadrantenwand, s zweite Aufteilungswand, p dritte Aufteilungswand. t, m, n, n', r_1, r_2 anschließend auftretende Aufteilungswände des Segmentes.

Fig. 3.

Schnittbild eines Segmentes parallel seinen Endwänden. q, s, p, m siehe Fig. 2, p' etwa vierte Aufteilungswand. ϱ, ϱ' Mutterzellen des Procambiums.

Fig. 4.

Schematisches Bild der Aufteilung eines durch eine zweischneidige Scheitelzelle gebildeten Segmentes durch eine Bogenwand. q Qudrantenwand, b Bogenwand, g weitere Aufteilungswand.

der schematischen Segmentaufteilung in Fig. 2 und im Schnittbild der Fig. 3). Die Aufeinanderfolge der nach der Bildung der Quadrantenwand auftretende Wände variiert von Fall zu Fall (vgl. a. Treub). Gewöhnlich findet man als zweite eine etwa rechtwinklig auf die Quadrantenwand auftreffende Wand (Fig. 2, 3 s), so daß nun das Segment in drei Zellen zerlegt ist, von denen die beiden der Innenwand zugekehrten nach Knickung der Quadrantenwand vierkantigen Prismen ähneln, die dritte an der Rückenseite (Flankenseite) des Segmentes gelegene keilförmige Gestalt hat. Die prismatischen Zellen unterliegen gleicher Aufteilung, indem sie durch je eine perikline Teilungswand (Fig. 2 p, Fig. 3 p, p') in eine äußere und innere zerlegt werden. Die beiden nach innen abgegebenen Zellen (Fig. 3 ϱ u. ϱ') stellen, wie bei S. Martensii (vgl. Pfeffer, Treub) die procambialen Zellen dar und teilen sich häufig anfangs durch dreidimensional aufeinander senkrecht gerichtete Wände auf. Die jeweils durch Wand p nach außen abgeteilte Zelle zerlegt sich durch eine den Abgrenzungswänden des

Segmentes parallele Kreuzteilung mittels antikliner Wände (Fig. 2 m, n, n') in vier etwa gleichgroße Zellen, die sich ohne nennenswerte Gesetzmäßigkeit weiterteilen. Gewöhnlich tritt in ihnen je eine perikline Wand auf. Die im Segmentrücken gelegene keilförmige Zelle wiederholt, nachdem sie durch eine den Endwänden des Segmentes parallele Teilung (Fig. 2, Wand t) in zwei etwa gleichgroße Zellen zerlegt wurde, in diesen übereinanderliegenden Abkömmlingen eine der Teilung des ganzen Segmentes entsprechende (Fig. 2 Wände r_1 u. r_2). Die nun bald die Seite des Vegetationskegels einnehmenden, im Segmentrücken gelegenen, keilförmigen Zellen werden alsdann durch der Wand t parallele Wände zweigeteilt, so daß also der Mittelstreifen des Segments aus vier Etagen keilförmiger Zellen besteht.

Ueberblicken wir die Art und Weise der Segmentaufteilung bis zum Auftreten dieser Zellen, so gleicht sie dem Teilungsmodus einer Scheitelkante. Eine weitere Segmentierung der zuletzt genannten Zellen habe ich nicht beobachten können, vielmehr fand ich sie in irgend einer Weise aufgeteilt.

Eine Segmentaufteilung, wie sie von Hofmeister für einige Selaginellen und auch von Treub für Selaginella Martensii außer der normalen beschrieben wird, habe ich nicht vorgefunden. Ich konnte jedoch andere Arten zur Genüge beobachten, bei denen das Segment durch Bogenwände zerlegt wurde. In Fig. 4 z. B. wurde zwar die Quadrantenwand (q) als erste gebildet, doch die im normalen Gang ungefähr auf ihr senkrecht stehende Wand (vgl. Fig. 2 s) trat nicht auf. Statt ihrer finden wir eine Bogenwand (b). Nach der Bildung der Wand g jedoch treten solche Knickungen der Wand q und b auf, daß die durch die Wände q, b, g gebildeten Zellen des Segmentes den durch die Wände q, s, t entstandenen in Fig. 2 nach Lage und Form entsprechen.

II. Wachstum mit dreischneidiger Scheitelzelle.

Das Wachstum mit einer dreischneidigen Scheitelzelle ist auch von Wand bei S. Kraussiana und von Treub bei S. Martensii vorgefunden worden. Da die ausführlichen Beschreibungen Treub's (3) (S. 104) bezüglich der Form dieser Scheitelzelle, ihrer Segmentierung und der Aufteilung ihrer Segmente auch für S. Kraussiana zutreffen, verweise ich auf die Angaben dieses Verfassers. — Ein Wachstum mit dreischneidiger Scheitelzelle zeigt z. B. der Vegetationskegel der Fig. 9 b_2.

III. Wachstum mit einer Scheitelkante.

Zur Betrachtung des Wachstums mit einer Scheitelkante gehen wir von einer Verzweigung (Fig. 5) aus und verfolgen die Entwicklung des entstehenden geminderten Sprosses[1]) an Hand

[1]) Es ist der später im Wachstum geminderte Ast gemeint. Der Kürze halber werde ich mich in meinen Betrachtungen weiterhin der Ausdrücke ‚geförderter' Ast und ‚geminderter' Ast bedienen.

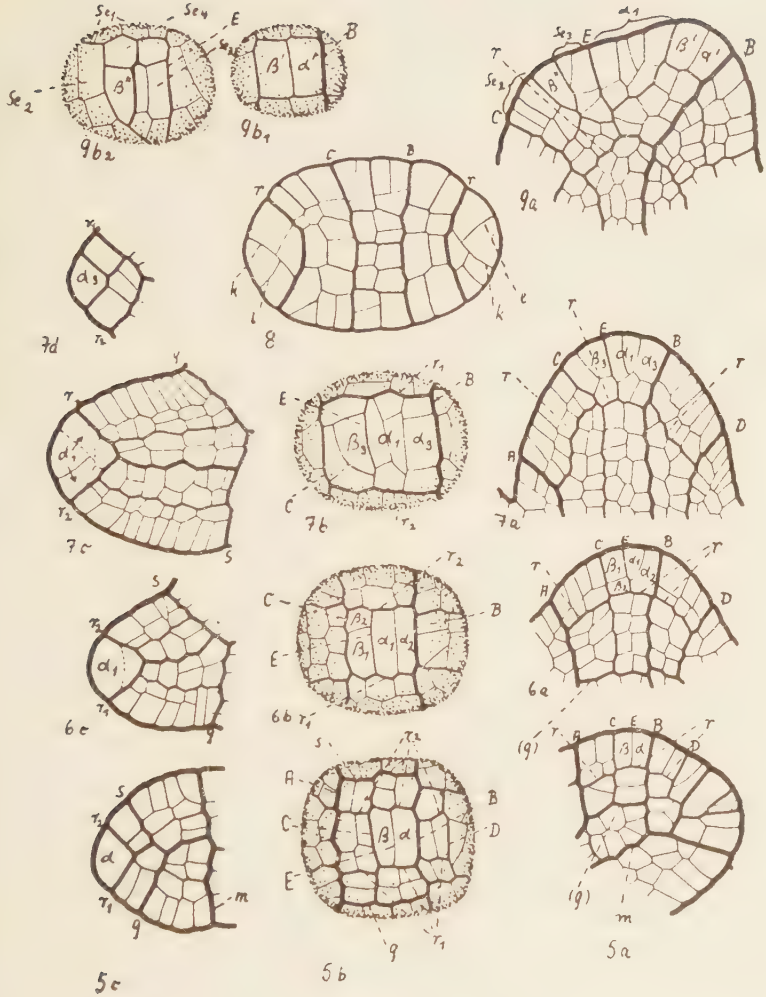


Fig. 5—9.

Entwicklungsstadien eines geminderten Sprosses bis zu seiner vollendeten Verzweigung. a im Frontalschnitt, b in der Aufsicht, c im Sagittalschnitt. Die Buchstaben A, B, C, D, E bezeichnen in den Figuren genetisch etwa gleichwertige Wände. Wegen der Bedeutung der Buchstaben q, s, r_1, r_2 siehe Fig. 2. — Fig. 5a, b, c Anlage des geminderten Sprosses. α, β Zellen etwa seiner Scheitelmitte. m (in Fig. 5a u. c) mediane Segmentwand. — Fig. 6a, b, c in der Entwicklung weiter fortgeschrittenes Stadium des geminderten Astes. α_1, α_2 Abkömmlinge der Zelle α (Fig. 5, a, b, c). α_1 terminale Zelle, β_1, β_2 (in Fig. 6a, b) Abkömmlinge der Zelle β (Fig. 5a, b). — Fig. 7a, b, c Anbahnung der Verzweigung des geminderten Sprosses. α_3 (Fig. 7a, b) Mutterzelle der Zellen der Scheitelmitte des geförderten Astes in Fig. 9a, b_1.

α_1 aufgeteilte terminale Zelle. — Fig. 7d Optischer Sagittalschnitt durch die Mitte der Zelle α_3 (Fig. 7b). — Fig. 8 Querschnitt eines Vegetationskegels entsprechend etwa einem in Höhe der Mitte der Fig. 7a. 1,k schief zueinander gestellte Segmentwände der Scheitelkante. Fig. 9a vollendete Verzweigung des geminderten Sprosses. α', β' Zellen der Scheitelmitte des geförderten, β'' Scheitelzelle des geminderten Astes. Se_2, Se_3 Segmente. — Fig. $9b_1$ Aufsicht auf den Scheitel des geförderten Astes der Fig. 9a. α', β', siehe Fig. 9a. — Fig. $9b_2$ Aufsicht auf den Scheitel des geminderten Astes der Fig. 9a. Se_1, Se_2, Se_3, Se_4 aufeinanderfolgende Segmente.

einer durch den Vergleich im Nebeneinander gewonnenen Entwicklungsreihe bis zum Auftreten einer neuen Verzweigung (Fig. 6—9). Der Frontalschnitt in Fig. 5a zeigt uns die Anlage des geminderten Zweiges als hügelige, seitliche Vorwölbung des Vegetationskegels. Die Aufsicht (Fig. 5b) auf diese in der Längsrichtung des Kegels gestreckte, ovale Anlage zeigt uns ein peripheres Zellenmosaik, wie es ohnehin sonst in der seitlichen Region unter der Triebspitze zu finden ist. Keine Zelle ist gegenüber den anderen bevorzugt. Was wir feststellen können, ist lediglich, daß zwei Zellen α und β etwa die Mitte des Hügels einnehmen. Ein ungefährer optischer Querschnitt des in Verzweigung begriffenen Vegetationskegels in Höhe der Mitte dieser Anlage (Fig. 5c) zeigt dieselbe Aufteilung wie das auf S. 7 beschriebene Segment (vgl. die Wände q, s, r_1 u. r_2). Der seitliche Höcker, die Anlage des geminderten Zweiges, dessen Muttersproß wenigstens nach dem Ende hin mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wuchs, ist im wesentlichen durch das Wachstum der Zellen in der Richtung nach der Flanke zu entstanden. Ein flüchtiger Blick auf die Bilder der Entwicklungsreihe (Fig. 5a, 6a u. 5c, 6c) überzeugt schon, wenn man die Hauptwände berücksichtigt, daß Scheitelwachstum nicht stattfindet, sondern daß die Längsstreckung vornehmlich interkalarem Wachstum basaler Zellen, verbunden mit ihrer Vermehrung, zuzuschreiben ist. Die Zone besonders starken, interkalaren Wachstums findet, sehen wir uns die Fig. 5c—7c daraufhin an, von der procambialen Region des Muttersprosses (nach außen durch die Wände q und s zum Teil abgegrenzt) bis zu den Segmentwänden r_1 und r_2 statt. Dadurch werden die die Scheitelmitte einnehmenden Zellen gleichsam vorgeschoben und können bald wieder Zweige liefern. Während im Kegelinneren die Vermehrung der Zellen durch dreidimensionale Aufteilung beginnt (Fig. 6a und 6c), teilen sich die Zellen der Flanke durch zwei wechselnd geneigte Wände (Fig. 8, Wände k und l) und verlegen die Scheitelkante weiter nach auswärts. Darauf fand ich in der Mehrzahl der Fälle die Scheitelkantenzellen in irgend einer Weise aufgeteilt. Die noch übrigen Zellen der Zweigperipherie, ausgenommen die der Scheitelmitte, vermehren sich durch einander kreuzende, antikline Wände und tragen, wie alle anderen, zum Längen- und Breitenwachstum bei.

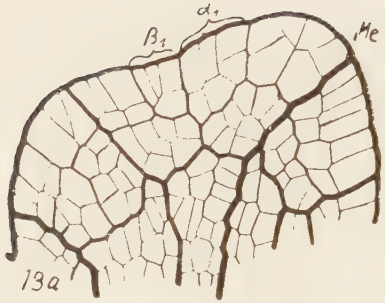
Die weiteren Vorgänge in der Scheitelmittel des Seitenzweigels wechseln von Fall zu Fall. In unserem Beispiel hat die Zelle α durch einen Teilungsschritt senkrecht zur Frontalebene des Verzweigungssystems ihrem keilförmigen Abkömmling α_1 die Lage

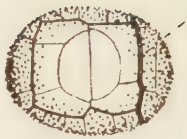
in der Mitte des Scheitels verschafft (Fig. 6a, 6b). Es sei hier schon erwähnt, daß die Form der letztgenannten Zelle (α_1) in den einzelnen Fällen sehr variiert: oft hat sie die aus den Fig. 6a und 6b ersichtliche Gestalt, nicht minder häufig die Form einer etwa dreiseitigen Pyramide, seltener für den geminderten Sproß die einer zweiseitig konischen Zelle oder eines zweiflächig zugespitzten Keiles. Es ist bezeichnend für das Wachstum der Sprosse von S. Kraussiana, daß der Verzweigung fast immer die Bildung einer die Mitte des Scheitels einnehmenden Zelle vorausgeht, falls sie nicht von Anfang an da war. Diese terminale Zelle, wie ich sie nennen will, leitet durch starkes Wachstum unter gleichzeitiger Aufteilung durch zur Frontalebene hauptsächlich senkrecht stehende Wände die Verbreiterung und damit die Verzweigung des Sprosses ein. Die aus ihr hervorgegangenen Zellen liegen im Sattel zwischen den Gabelsprossen (vgl. die Aufteilungen der Zelle α_1 in den Fig. 7a und 7b und die Lage ihrer Abkömmlinge im verzweigten System der Fig. 9a).

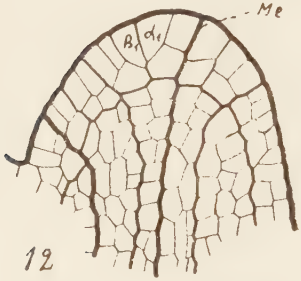
Mit diesen Aufteilungen der terminalen Zelle ist ein Anfang mit der Verzweigung gemacht, indem nun auch die ihr seitlich benachbarten Zellen regeren Anteil am Wachstum im obersten Teil des Sprosses nehmen und bald die Anlage neuer Zweige entstehen lassen.

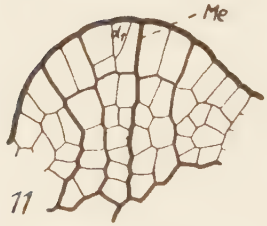
Verfolgen wir diesen Vorgang in seinen Teilungsschritten zunächst einmal für die Anlage des geförderten Sprosses. Die Struktur seiner Scheitelmitte hängt, wie uns die Entwicklungsreihe zeigt, einzig und allein vom Aufteilungsmodus der Zelle α_2 in Fig. 6b als Abkömmling der ursprünglichen Zelle α ab. Schon durch drei Teilungsschritte der Zelle α_2 ist die Struktur der Scheitelmitte des geförderten Sprosses bestimmt: Durch zwei wechselseitig geneigte Wände (Fig. 7d) ist eine äußere keilförmige Zelle (Fig. 7b, α_3) ausgeschnitten, denen dann eine Halbierung derselben parallel zur Sagittalebene des Sprosses folgt (Fig. 9a, $9b_1$). Die durch die letzte Wand entstandenen Zellen α' und β' entsprechen in ihrer Eigenart unseren Ausgangszellen α und β, so daß uns also unser Ausgangsbild in wenig abgeänderter Form, freilich jetzt für den geförderten Sproß, wieder vor Augen geführt wird. Schon ein Vergleich des apicalen Endes der Fig. 5c mit der Fig. 7d läßt erkennen, daß der geförderte Ast aus einer ähnlichen Anlage entstand, wie der Muttersproß. Die mit r_1 und r_2 in den Sagittalschnitten (Fig. 5c—7c) und nur mit r in den Frontalschnitten (Fig. 5a—7a) bezeichneten Wände haben für den Tochtersproß die Rolle der Wände q und s übernommen, indem sie Rinde und Zentralzylinder voneinander trennen.

Auf etwas andere Art wird das Meristem des geminderten Sprosses gebildet. Durch das Auftreten bogenförmiger, zueinander schief gestellter Wände wird aus Zelle β (Fig. 5b) eine dreiseitige pyramidale Zelle β_3 (Fig. 7a, b) gewonnen, die dann nach Art einer dreischneidigen Scheitelzelle sich weiter segmentiert (Fig. 9a, $9b_2$).









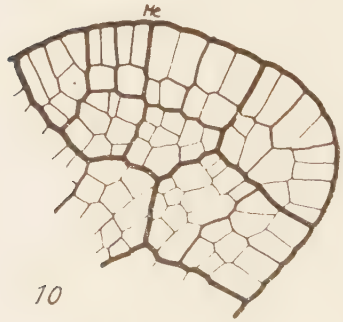


Fig. 10—13.

Stadien (im Frontalschnitt) der Entwicklung eines geminderten Zweiges, der eine genetisch alte mediane Wand, Me, in der Anlage aufweist, bis zu seiner vollendeten Verzweigung. Die Entwicklungsreihe zeigt die allmähliche Verdrängung von Me und das Platzgreifen der terminalen Zelle α_1 . β_1 (Fig. 12, 13a) Zelle zur Verbreiterung d. Verzweigungssattels. — Fig. 13b Aufsicht auf den Scheitel des geförderten Sprosses der Fig. 13a. Die Zellen der Scheitelmitte sorgen für die Verbreiterung des Scheitels bei seiner Verzweigung.

Fig. 14.

Aufsicht auf den Scheitel eines geförderten Sprosses, der in seinen Hauptwänden mit denen der Fig. 13b übereinstimmt, jedoch sich anders geteilt hat.

Die durch die Fig. 10—13 veranschaulichte Entwicklungsreihe eines geminderten Sprosses stellt einen nur wenig von dem oben geschilderten und durch die Fig. 5—9 illustrierten abweichenden Wachstumstypus dar. Durchzieht in diesem Falle eine genetisch alte, mediane Wand die Anlage (Fig. 10), so liegen

dort die genetisch älteren Wände rechts und links von der Scheitelkuppe. A. Wand (1914) hat diese Wachstumsweise als eine mit zwei Scheitelzellen beschrieben. Ich mußte feststellen, daß ein Scheitelwachstum nicht stattfindet. Wie in der durch die Fig. 5—9 dargestellten Entwicklungsreihe, zeigt sich auch hier keine Zelle des Scheitels gegenüber ihren Nachbarn bevorzugt. Wollten wir hier von einem Scheitelwachstum sprechen, so ergäbe sich die Gestalt der Scheitelzellen nicht als tafelförmig, wie Wand meint, sondern als die eines von fünf Flächen begrenzten Teiles, denn ein Sagittalschnitt durch die Anlage dieses Zweiges würde ein ähnliches Bild wie das der Fig. 5 liefern.

Uebergänge einer Wachstumsart in die andere.

I. Uebergang des Wachstums mit einer Scheitelkante in eines mit zwei- oder dreischneidiger Scheitelzelle.

Man sieht nicht selten, daß das Wachstum mit einer Scheitelkante mehr oder weniger früh in ein solches mit einer zwei- oder dreischneidigen Scheitelzelle übergeht.

Den schematischen Fig. 15—20 ist der Umriß eines Segmentes einer zweischneidigen Scheitelzelle zugrunde gelegt und zwar in a der der Aufsicht, in b und c der des medianen Schnittes senkrecht und parallel zu seinen Endwänden. Die früher angewandte Bezeichnung der Hauptwände (Fig. 2) habe ich beibehalten. Die Figuren sollen veranschaulichen, wie in den verschiedenen Entwicklungsphasen des Segmentes durch bogenförmige Wände eine zwei- oder dreischneidige Scheitelzelle für einen Gabelsproß gewonnen werden kann. Die Aufsicht auf das Segment würde in unserem Beispiel gleichbedeutend sein mit der Aufsicht auf den daraus entstehenden Sproßkegel, der Schnitt parallel den Endwänden des Segmentes seinem Sagittalschnitt und der Schnitt senkrecht dazu seinem Frontalschnitt entsprechen.

Sehen wir von der Teilung der Zelle α, die mit β die Scheitelmitte des aus dem Segment entstehenden Zweiges einnehmen soll, ab, so zeigen uns die Fig. 15a und Fig. 18a das Stadium der Segmentaufteilung, in dem das Segment durch Teilungen parallel der Aufteilungswand t an der Flanke vier keilförmige, nebeneinander liegende Zellen erhielt (siehe S. 8). Wie in der Fig. 6 sei in den Fig. 15a und 18a durch die Teilung der Zelle α die terminale Zelle des Zweiges α_1 gewonnen, so daß also bald darauf die Verzweigung des Sprosses erfolgt. Die terminalen Zellen α_1 in Fig. 15 und 18 sind durch bogenförmige Wände aus α herausgeschnitten. Sie haben, wenn wir ihre Form im zugehörigen Frontalschnitt in Fig. 15b (18b) berücksichtigen, in Fig. 15a etwa dreiseitig pyramidale und in Fig. 18a etwa stumpf halbkonische Gestalt.

In anderen Fällen treten die bogenförmigen Wände und damit die Scheitelzellen früher auf. So zeigt der schematische Frontalschnitt in Fig. 16b (19b), daß an der Bildung der Zellen α und β

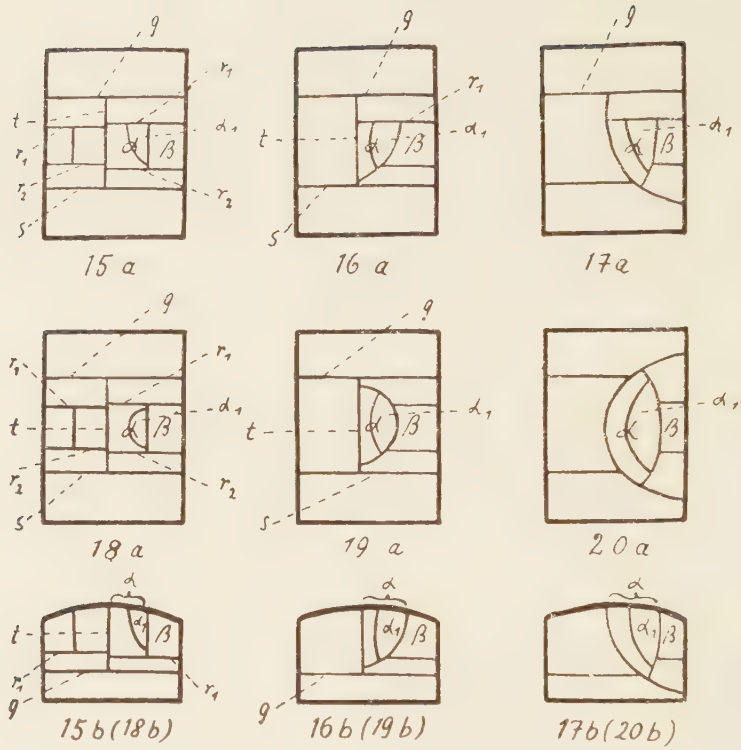


Fig. 15—20.

Uebergänge des Wachstums mit Scheitelkante in eines mit zwei- oder dreischneidiger Scheitelzelle. Zugrunde gelegt ist der Umriß eines Segmentes (a. der der ausgebreiteten Aufsicht, b. der des Schnittes senkrecht, c. der des Schnittes parallel seinen Endwänden). q, s, t, r_1, r_2 siehe Fig. 2. α, β Zellen der Scheitelmitte des aus dem Segment entstehenden Sprosses, α_1 terminale Zelle. Die Figuren zeigen, wie in den verschiedenen Entwicklungsphasen des Segmentes Bogenwände zur Bildung einer Scheitelzelle führen können.

bereits eine Bogenwand, der der Fig. 17b (20b), daß zwei Bogenwände an ihrer Bildung beteiligt sind. Wie die Fig. 16a und 19a, 17a und 20a als Aufsichtsbilder erkennen lassen, können die vom Frontalschnitt getroffenen Bogenwände die Segmentwände einer zwei- oder dreischneidigen Scheitelzelle sein.

Ein Beispiel für den Uebergangstyp der Fig. 16a zeigt etwa der Scheitel der Anlage eines geminderten Sprosses in Fig. 21a (Aufsicht) und Fig. 21b (Frontalschnitt). Einen Uebergangstyp nach dem Schema der Fig. 19a weist die Aufsicht auf die Anlage

eines geförderten Zweiges (Fig. 22) auf. Die durch Fig. 17a dargestellte Uebergangsphase ist in der Anlage eines geminderten Sprosses in der Fig. 23a (Aufsicht) und Fig. 23b (Frontalschnitt) in ähnlicher Weise aufgetreten.

Fig. 21, 22, 23.

Uebergangstypen des Wachstums etwa illustriert durch die Schemata der Fig. 16, 19, 17. a. in der Aufsicht, b. im optischen Frontalabschnitt. α, β siehe Fig. 15—20.

II. Umwandlungen einer zweischneidigen Scheitelzelle in eine dreischneidige und umgekehrt.

Eine zweischneidige Scheitelzelle zeigt zumeist ihre Segmentierung in der bekannten Weise, indem sie abwechselnd nach rechts und links Segmente bildet. Doch ist auch die Erscheinung nicht selten, daß sie diesen ihr eigentümlichen Segmentierungsmodus verliert und einen anderen Teilungsmodus platzgreifen läßt.

Fig. 24.

Eine zweischneidige Scheitelzelle wird durch zwei aufeinanderfolgende Wände geteilt. Zelle γ hat dreiseitig pyramidale Form.

Fig. 25.

Eine dreischneidige Scheitelzelle wird durch eine Bogenwand geteilt. Zelle γ hat ungefähr konische Form.

So zeigt Fig. 24 Teilungswände in einer zweischneidigen Scheitelzelle, die, wie ich durch optische Schnitte überzeugt wurde, eine dreiseitig pyramidale Zelle, γ, aus ihr herausschnitten, die sich wahrscheinlich nach ihrer Art weiter segmentieren wird. Umgekehrt zeigt uns Fig. 25 die Umwandlung einer dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle in eine zweischneidige (γ), etwa konisch geformte.

Jedoch scheint es sich nicht in allen Fällen, in denen man eine Aufteilung der Scheitelzelle in eine anders geformte vorfindet, um eine Umwandlung in eine regelmäßige Segmente bildende zu handeln, vielmehr tritt diese Erscheinung sehr oft auch dann auf, wenn aus ihr die Region zwischen zwei neuen Scheiteln sich bildet (vgl. Sattel, S. 11).

Blicken wir zusammenfassend auf das über die Entwicklung der Sprosse Dargelegte zurück, so zeigt sich sowohl bei der mit Scheitelzellen als auch bei der mit Scheitelkantenzellen, daß zur Gewebebildung eines Sprosses nur eine geringe Zahl von Segmenten nötig ist und die Verlängerung der Sprosse in der Hauptsache durch einen recht ergiebigen interkalaren Zuwachs gewährleistet wird.

In Fällen, in denen ein Sproß mit Scheitelkante einem geförderten oder geminderten Tochtersproß den Ursprung gab, habe ich nie beobachten können, daß eine zweischneidige Scheitelzelle mehr als drei Segmente zum Aufbau lieferte. Zum Beispiel ist die Scheitelzelle des geförderten Sprosses der Fig. 35b bereits nach zweimaliger Segmentierung aufgeteilt worden. Eine dreischneidige Scheitelzelle liefert in solchen Fällen zumeist 3—4 Segmente. So dürfte daher der geminderte Ast in Fig. 9a, $9b_2$ keinen weiteren Spitzenzuwachs durch Segmentabgliederung seiner dreischneidigen Scheitelzelle erhalten, denn das Auftreten der Bogenwand im dritten Segment halte ich bereits für einen Vorgang, der die Verzweigung einleitet. Im Höchstfalle sah ich eine zweischneidige Scheitelzelle nur 4, eine dreischneidige 6 Segmente liefern. Oft ist die Zahl der Segmente so klein wie in der Fig. 17a und 20a.

Einiges über die Verzweigung.

Bei der Schilderung der Entstehung neuer Scheitel wurde gelegentlich schon auf die Verzweigung hingewiesen. Es wird gut sein, darüber noch einige Bemerkungen beizufügen. — Wie ich wiederholt ausführte, geht der Verzweigung eine Umgestaltung des Scheitels voraus. Sein frontaler Durchmesser nimmt dadurch zu, daß seine in oder nahe der frontalen Ebene liegenden Zellen in der Richtung der Frontalebene parallel der Scheiteloberfläche wachsen und sich durch Wände, die mehr oder minder senkrecht zur Frontalebene stehen, teilen. Die der Mitte der elliptischen Scheitelfläche nahen Zellen verlangsamen ihre Wachstumsgeschwindigkeit senkrecht zur Scheitelfläche gegenüber ihren Nachbarzellen rechts und links. Wölben sich die einen zum Scheitel eines geminderten Sprosses vor, so bilden die anderen den Scheitel eines geförderten.

Bruchmann beschreibt die Gabelung der Initialen führenden Sprosse von S. spinulosa und S. Lyallii (8) wie oben und erörtert (1897) so, daß man diese Art der Zweigbildung als Uebergangsform der echten Dichotomie zur monopodialen Verzweigung ansehen kann. Er nennt diese Verzweigungsart modifizierte Dichotomie.

Die Anlagen der Tochtersprosse entstehen nicht aus bestimmten Segmenten des Muttersprosses, vielmehr greift die Tochterzweigprotuberanz fast immer über die Segmentgrenzen hinaus. — Nach der Lage der Anlagen am Muttersproß und nach der Art der Aufteilung seiner Segmente richtet sich zumeist die Art der Entwicklung der Gabelzweige.

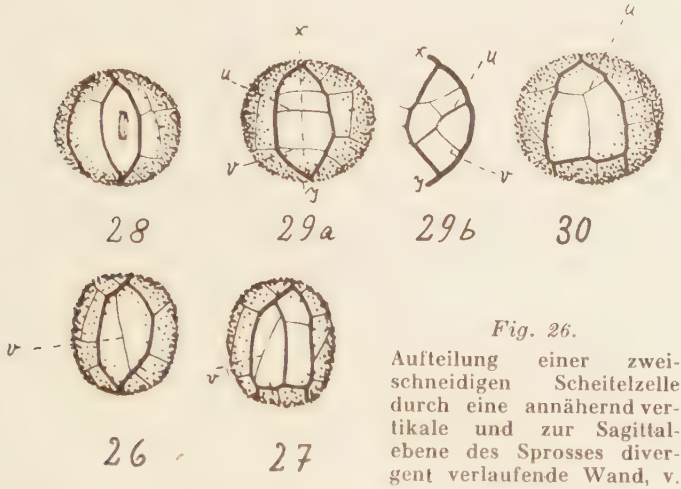


Fig. 26.
Aufteilung einer zweischneidigen Scheitelzelle durch eine annähernd vertikale und zur Sagittalebene des Sprosses divergent verlaufende Wand, v.

Fig. 27.
Ebensolche Aufteilung (Fig. 26) einer dreischneidigen Scheitelzelle.

Fig. 28.
Vertikale Teilungsspindel in einer zweischneidigen Scheitelzelle.

Fig. 29a.
Aufsicht auf einen Sproß, dessen zweischneidige Scheitelzelle durch zur Frontalebene schief gestellte Wände (u, v) aufgeteilt ist. Fig. 29b optischer Sagittalschnitt durch die aufgeteilte Scheitelzelle der Fig. 29a (Schnittebene durch x y näher bestimmt).

Fig. 30.
Aufteilung einer pyramidalen Scheitelzelle zunächst wie in Fig. 29 (Wand u), dann durch eine Wand parallel zur Sagittalebene.

Beim Wachstum mit einer zwei- oder dreischneidigen Scheitelzelle beginnt die Umgestaltung des Scheitels oft dadurch, daß die Scheitelzellen durch eine vertikale Wand, die zur Sagittalebene des Sprosses etwas divergent verläuft (Wand v in Fig. 26 und 27), aufgeteilt wird, oder aber es treten Wände in der Scheitelzelle auf, die zur Frontalebene schief gestellt sind (Fig. 29 a, u, b, Wände u, v, Fig. 30 Wand u). Im letzten Falle erinnert der Verlauf der Aufteilungswände der terminalen Zelle an den bei der Zerlegung eines Segmentes. (Vgl. den optischen Sagittalschnitt durch die terminale Zelle der Fig. 29a in Fig. 29b.)

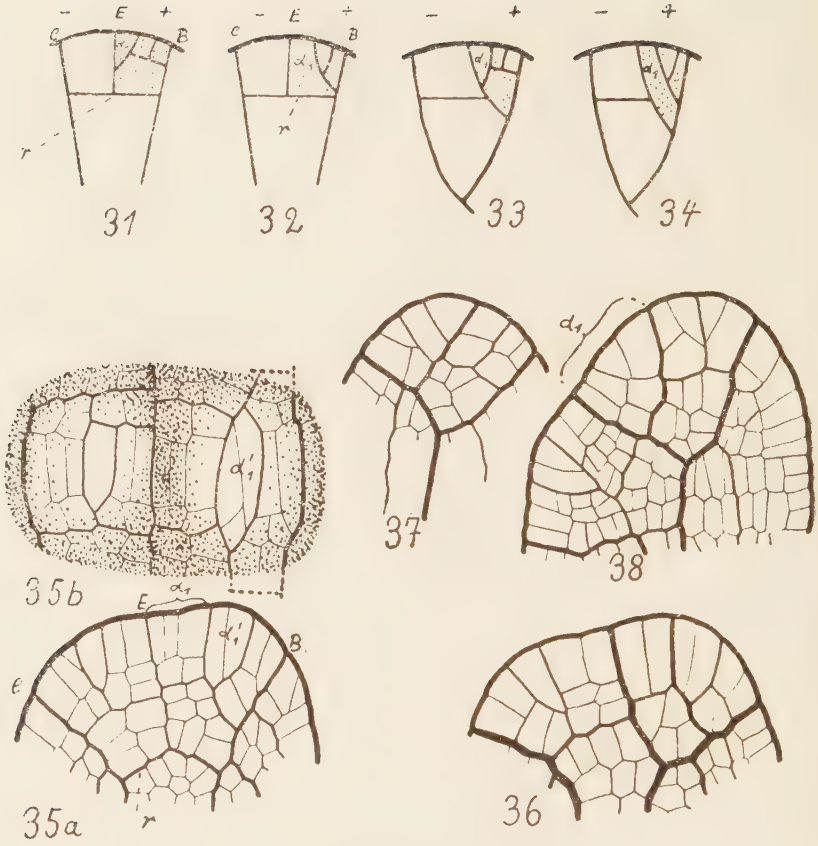


Fig. 31—34.

Schematische Darstellung einiger der bei der Entstehung des geförderten Sprosses auftretenden Modalitäten. + Region, aus der der geförderte Sproß, —, aus der der geminderte Sproß hervorgeht. α_1 terminale Zelle. B, C, r, E, Hauptwände des Muttersprosses. Hauptwände des geförderten Tochtersprosses sind in den punktierten Bezirk der Figuren eingezeichnet.

Fig. 35.

Verzweigung eines Sprosses nach dem Muster der Fig. 32. a. im medianen Frontalschnitt, b. in der Aufsicht. α_1 terminale Zelle des Muttersprosses, α_1' die des geförderten Gabelastes. B, C, r, E siehe Fig. 31—34.

Fig. 36.

Verzweigung eines Sprosses nach dem Muster der Fig. 34.

Fig. 37.

Teilungen ähnlich wie in Fig. 36. Wahrscheinlich hier in der Anlage.

Fig. 38.

Verzweigung eines Sprosses nach dem Muster der Fig. 33. α_1 aufgeteilte terminale Zelle.

Die Zahl der bei der Verzweigung auftretenden Modifikationen ist sehr hoch. Es seien einige davon hier geschildert.

Die in Fig. 9a zur Gewebebildung des geförderten Astes aufgetretenen Wände sind im punktierten Bezirk der Fig. 31 im Frontalschnitt wiedergegeben. Das Schema zeigt weiter die Hauptwände B, C, r, E des Muttersprosses. Die durch Fig. 35 veranschaulichte Verzweigung eines Sprosses weist die denen des Sprosses Fig. 9a entsprechenden Hauptwände B, C, r und E auf. Während jedoch die krumme Teilungswand des Sprosses der Fig. 9a rechts liegt und die weitere Wandbildung zu einer Scheitelkante führte, liegt die erste Wand im entsprechenden Bezirk der Fig. 35 links und durch eine zweite rechts gelegene Wand ist eine etwa konisch geformte Scheitelzelle entstanden, die jedoch, wie uns die Aufsicht in Fig. 35b zeigt, wieder aufgeteilt wurde. Die Hauptwände des geförderten Astes des Systems der Fig. 35 sind im schematischen Frontalschnittbild (Fig. 32) in die punktierte Fläche eingezeichnet. Ein Vergleich mit Fig. 31 zeigt den unterschiedlichen Verlauf. In Fig. 38 haben wir einen in Verzweigung begriffenen Sproß im Frontalschnitt vor uns, der wenigstens dem Ende zu mit einer zwei- oder dreischneidigen Scheitelzelle wuchs. α_1 ist die aufgeteilte Scheitelzelle. Der geförderte Tochtersproß ging, wie es das Schema der Fig. 33 veranschaulichen soll, hauptsächlich aus dem letzten Segment des Muttersprosses hervor. Er wuchs zunächst mit einer Scheitelkante, die jedoch dann in ähnlicher Weise aufgeteilt wurde, wie der Scheitel des geförderten Astes in Fig. 13a und 13b. Fig. 36 zeigt uns die Verzweigung eines Sprosses im Frontalschnitt, der mit Scheitelzelle wuchs und wahrscheinlich vor dem Auftreten der Verzweigung eine ähnliche Struktur aufzuweisen hatte, wie der obere Teil des Kegels im Frontalschnitt der Fig. 37. Auffallend ist, daß die Scheitelzelle des Muttersprosses vor oder während des Verzweigungsvorganges zwei Segmente nach derselben Seite abgliederte und der geförderte Tochtersproß der Fig. 36 im Gegensatz zu dem der Fig. 38, dessen Muttersproßscheitelzelle sich regelmäßig segmentierte, ein Wachstum mit einer Scheitelzelle erhielt (vgl. dazu das Schema in Fig. 34).

Es ergeben sich noch weitere Modifikationen der Verzweigung, wenn man in den Fig. 31—34 zwar den Verlauf der Wände beibehält, jedoch die Region, aus der hier der geförderte Sproß hervorging, mit der des geminderten Astes und umgekehrt vertauscht. Es würde dann in Fig. 33 der geförderte Tochterzweig etwa aus der Region des zweitjüngsten Segmentes, der geminderte aus der des jüngsten hervorgehen. Fig. 40 und 41 sind Beispiele. Die Fig. 39 zeigt wahrscheinlich den Beginn der in Fig. 40 vollzogenen Verzweigung an. Der Pfeil in der Scheitelzelle α_1 soll andeuten, daß die darin aufgetretene Aufteilungswand ähnlichen Verlauf wie die in den Fig. 26 und 27 enthaltene besitzt.

A. Wand fand bei S. Kraussiana, daß ursprüngliche Scheitelzellen des Muttersprosses weiter wuchsen und die Führung im geförderten Sproß übernahmen. Dies habe ich nicht beobachtet.

Auch in dem Falle, wo zwei Zellen in der Scheitelmitte rechts und links einer den ganzen Kegel durchziehenden medianen Wand lagen, nimmt bald eine Zelle, α_1, die Scheitelmitte ein (Fig. 11), die als terminale Zelle des Muttersprosses anzusehen ist und in unserem Beispiel (Fig. 12, 13a) unter Mitwirkung einer zweiten Zelle, β_1, die Verbreiterung des Scheitels hauptsächlich herbeiführt. Wie Fig. 42 zeigt, kann eine im Mutterspross gelegene mediane Wand als solche auch im Vegetationskegel eines Tochtersprosses weiter existieren.

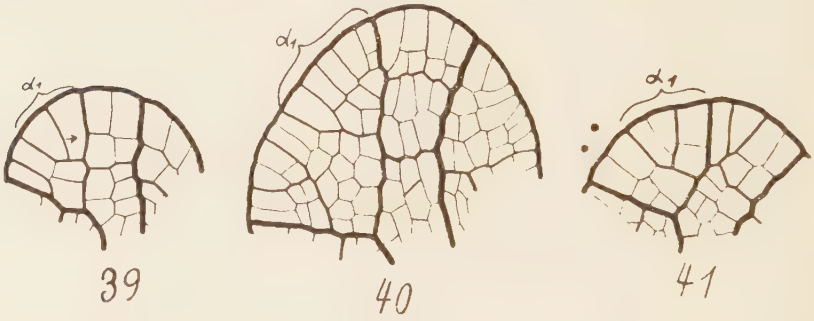


Fig. 39.

Anfangsstadium der Verzweigung in Fig. 40. α_1 aufgeteilte terminale Zelle.

Fig. 40.

Verzweigung eines Sprosses, bei dem der geförderte Ast aus der Region des vorletzten, der geminderte aus der des letzten Segmentes hervorgeht. α_1 aufgeteilte terminale Zelle. Geförderter Spross mit Scheitelkante, geminderter Spross mit einer Scheitelzelle wachsend.

Fig. 41.

Siehe Fig. 40, jedoch geförderter Ast mit einer Scheitelzelle, geminderter Ast mit einer Scheitelkante wachsend. (Punkte : Scheitelmitte des geminderten Sprosses.)

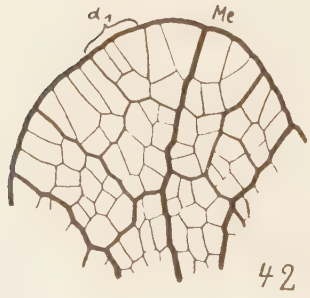


Fig. 42.

Verzweigung eines Sprosses, der anfangs eine mediane Hauptwand, Me, aufwies. Me ist zu einer medianen Hauptwand des geförderten Tochtersprosses geworden. α_1 terminale Zelle.

In seiner Arbeit (1914) gibt A. Wand an, daß die generativen Sprosse der S. Kraussiana mit einer Anzahl Initialen wachsen. -- Ich habe etwa 60 Sporophyllstände auf ihr Scheitelwachstum hin untersucht und es immer mit einer dreischneidigen Scheitelzelle vor sich gehen sehen (Fig. 43, 44, 45), die sich in der Weise segmentiert, wie z. B. die Scheitelzelle der Sprosse radiär gebauter Bryophyten. Ihre Form ist im Gegensatz zu der vegetativer Sprosse im Querschnitt nicht gleichschenkelig, sondern gleichseitig und führt somit zu einem fast radiären Aufbau der Achsen der Fruktifikationssprosse. Ihre Segmente sind bald auf einer Links-, bald auf einer Rechtsschraube angeordnet. Die Segmentwände eines Umlaufs laufen in der Regel den entsprechenden des nächsten parallel, greifen aber gelegentlich auch vor (Fig. 44).

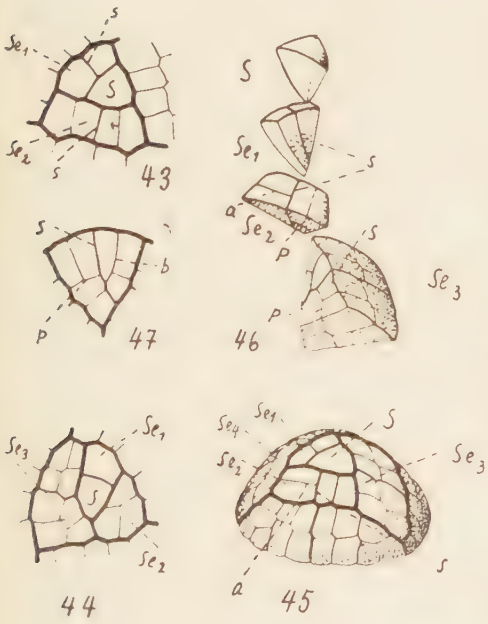


Fig. 43.

Querschnitt nahe der Scheitelspitze eines fruktifizierenden Sprosses. S Scheitelzelle, Se_1 u. Se_2 jüngstes und zweitjüngstes Segment. s Sextantenwand.

Fig. 44.

Querschnitt wie in Fig. 43, das Vorgreifen der Segmentwände zeigend. S Scheitelzelle. Se_1, Se_2, Se_3 jüngstes, zweitjüngstes, drittjüngstes Segment.

Fig. 45.

Seitliche Aufsicht auf den Scheitel eines fruktifizierenden Sprosses. S, Se_1, Se_2, Se_3 siehe Fig. 44, Se_4 viertjüngstes Segment. s Sextantenwand, a etwa zweite Aufteilungswand des Segmennts.

Fig. 46.

Etwas schematisierte Darstellung der Zerlegung des Scheitels der Fig. 45 (Bedeutung der Buchstaben siehe dort). p dritte Aufteilungswand des Segmentes.

Fig. 47.

Schnittbild eines Segmentes parallel seinen Endwänden. s Sextantenwand, b u. p zweite und dritte Aufteilungswand des Segmentes.

Die Art der Aufteilung der Segmente ähnelt der der vegetativen Sprosse, doch teilt die erste Zerlegungswand, die Sextantenwand Nägeli's und Leitgeb's (9), die freie Oberfläche des Segmentes in zwei fast kongruente Hälften (Fig. 43, 45, 46 Se_1

Wand s). Die Sextantenwand zerlegt das Segment in eine keilförmige und eine annähernd prismatische Zelle (Fig. 46 Se_1). Die keilförmige Zelle wird gewöhnlich dann durch eine Teilung senkrecht zur Sextantenwand und parallel zu den Hauptsegmentwänden in zwei gleicher Größe zerlegt (Fig. 45, 46 Se_2 Wand a). Fast ebenso häufig ist eine auf die Sextantenwand spitzwinklig auftreffende Wand (Fig. 47 und 43 Wand b). Die durch die Sextantenwand abgeteilte prismatische Zelle des Segmentes zerlegt sich durch eine den freien Außenflächen des Segmentes parallele Wand (p der Fig. 46, 47) in eine äußere und innere Zelle, die sich genau so weiterteilen, wie die prismatischen Zellen der Segmente der vegetativen Sprosse (Fig. 46 Se_3).

Bei anomaler Segmentierung wird häufig auch der normale Aufteilungsmodus des Segmentes gestört (Fig. 44, Se_2).

Bekanntlich verliert ein Sproß, der zu einem Sporophyllstand auswächst, seine Dorsiventralität. Es ist mir nicht gelungen, diesen Uebergang, der sich vermutlich in der Herausbildung der im Querschnitt gleichseitigen, pyramidalen Scheitelzelle äußern wird, näher kennen zu lernen. Es muß daher weiteren Untersuchungen überlassen bleiben, ob sich dieser Uebergang durch Umgestaltung der an vegetativen Sprossen oft anzutreffenden, im Querschnitt gleichschenkeligen, pyramidalen Scheitelzelle in eine gleichseitige vollzieht, oder ob die gleichseitige Scheitelzelle aus jeder beliebig gestalteten Zelle der Scheitelmitte des zum Sporophyllstand auswachsenden Sprosses hervorgehen kann.

Blattentwicklung.

I. Entwicklung des Blattes im engeren Sinne.

Hofmeister (10) gibt als erster einen zulänglichen Bericht über die Blattentwicklung einiger Selaginellen (S. denticulata Spr., S. Galeottei Spr., S. Martensii Spr.). Er beschreibt sie als eine anfänglich 8—10 Zellen unter der Scheitelzelle des Stammes erscheinende, etwa einen Vierteil des Stengelumfanges einnehmende, horizontale Zellreihe, deren Zellen abwärts geneigte Wände erhalten. Durch abwechselnd nach der Blattober- und Blattunterseite gerichtete, schiefe Teilungswände in den Scheitelzellen des Randes werden zunächst zwei Zellschichten geschaffen. Die Zellen des Vorderrandes gehen nach je einer wechselseitigen Segmentierung Teilungen durch schwach von der Mittellinie des Blattes divergierende Wände ein, die eine frühzeitige Zuspitzung des Blattes verhindern. Im großen Teil seiner Ausdehnung bleibt das Blatt von Selaginella (Martensii, Galeottei) zweischichtig, nur um die Mittellinie herum ergeben sich wiederholende Zellteilungen parallel und senkrecht zu den Blattflächen ein zentrales Innere, das später zum Leitbündel und Mesophyll wird. Hand in Hand mit diesen Teilungen geht das Längenwachstum der Spitze des Blattes, deren Zellen alsdann verdickt werden. Nach Eintritt dieser Vorgänge erfolgt durch auf die Flächen senkrecht stehende Längs- und Querwände eine Vermehrung der Zellen der Blattbasis. Dabei teilen sich die der Unterseite einmal mehr durch Wände quer zur Längsrichtung des Blattes auf. Die Breite der Mittelrippe entspricht genau der Anheftungsstelle des Blattes. Ursprünglich trennt nur je eine Zellreihe die Querreihen von Zellen des Stengelumfanges voneinander, aus denen die Anlagen der in vier Längsreihen stehenden Blätter hervorgehen. Das Wachstum der Basen der dicht übereinander entstehenden Blätter in die Dicke, fernerhin die der Längsachse des Blattes parallelen Teilungen des Grundes ihrer Unterseite, tragen wie bei den Schachtelhalmen zu einer Vergrößerung des Stengelumfanges bei. Soweit die Ausführungen Hofmeisters.

Pfeffer (6) und Treub (3) bestätigen durch die Nachuntersuchung des Blattes von S. Martensii die Angaben Hofmeister's, finden jedoch die erste Wand der Scheitelzellen der sich erhebenden Zellreihe bisweilen auch apicalwärts gerichtet.

Die von Pfeffer offengelassene Frage, ob die Blattanlagen eine Beziehung zu der durch die Segmentierung der Scheitelzelle entstandenen Struktur der Achse aufweisen, verneint Treub.

Bruchmann (7) schildert die Entwicklung des Blattes von S. spinulosa A. Br. ähnlich wie Hofmeister für die genannten Arten, jedoch weniger auf Einzelheiten eingehend.

Bezüglich der Anatomie des Blattes der Selaginellen möchte ich nur auf die bedeutendste auf diesem Gebiete geleistete Arbeit von R. J. Harvey Gibson (11) verweisen. Zu Beginn seiner Arbeit findet sich eine Zusammenstellung weiterer Literatur über Entwicklung und Bau des Selaginella-Blattes.

Nach Angaben Bruchmanns (12) untersuchte Hofmeister statt S. denticulata die von mir bearbeitete Art S. Kraussiana A. B., doch galten seine Beobachtungen vorwiegend S. Martensii und S. Galeottei, bei denen die obere und untere Epidermis in der größten Ausdehnung des Blattes miteinander in Kontakt sind. Das Blatt von S. Kraussiana ist jedoch in seiner größten Ausdehnung dreischichtig, aber immerhin treffen die Ergebnisse Hofmeister's zum größten Teil auch für S. Kraussiana zu, so daß ich es für gerechtfertigt halte, die anfänglichen Stadien der Blattentwicklung an Hand der Figuren nur kurz zu wiederholen. Hin und wieder müssen freilich auch Ergänzungen gegeben werden. Hofmeister beschreibt die Bildung des Leitbündels und des Mesophylls ohne Berücksichtigung des genetischen Ablaufs durch Teilungen parallel und senkrecht zu den Flächen des Blattes. Ich bin jedoch in der Lage, die Entwicklung genauer und vollständiger zu schildern.

Die Fig. 48 a, b, c zeigen ein und dieselbe leichte Protuberanz als die Anlage eines Blattes in der Aufsicht, im optischen Flächenschnitt und optischen Medianschnitt. Die Anlage gibt sich als ein eine Zellreihe hochhebender, seitwärts etwas absinkender Wall zu erkennen (Fig. 48a). Im allgemeinen ist der Ort, an dem sich der Stengel zu einem Blatt differenziert, in keiner Weise durch die Segmentgrenzen näher bestimmt. — Der Ursprung, der in Fig. 48 dargestellten Anlage ist freilich zufällig zwischen Segmentwände eingeschlossen (Fig. 48b). Die uns von der Segmentaufteilung bekannten Wände q, r_1, m gliedern die Anlage und somit auch das spätere Blatt in der Flächenansicht in drei Längsstreifen. Die Aufgliederung der Blätter in 3—5 Streifen ist übrigens auch von Treub für die der Selaginella Martensii beobachtet worden (vgl. die in den Flächenbildern, Fig. 49, 50, 58 durch die Wände M, L, N und Z begrenzten Längsstreifen).

Nachdem nunmehr die Anlage des Blattes etwas mehr ausgetrieben ist, werden die Scheitelkantenzellen durch Wände aufgeteilt, deren erste entweder auf der dem Achsenscheitel zugekehrten oder auf der von ihm abgekehrten Seite auftreten (Fig. 51 u. 52). In der Mehrzahl der Fälle wird dies Randwachstum der Blätter schon sehr frühzeitig eingeleitet, doch sind auch Fälle nicht selten, in denen der Beginn zeitlich hinausgeschoben wird. Nicht immer ist nämlich die Struktur des Blatthöckers geeignet, der Scheitelkante frühzeitig den Ursprung zu geben, denn oft wird der Rand der Blattanlage von unregelmäßig geformten und schlecht geordneten Zellen eingenommen, so daß erst durch mannigfaltige Ausgleichsteilungen ein glatter Rand geschaffen werden muß. Dabei treten oft mehrere gleichgerichtete Bogenwände auf, wie sie zum Beispiel die Fig. 53 aufweist.

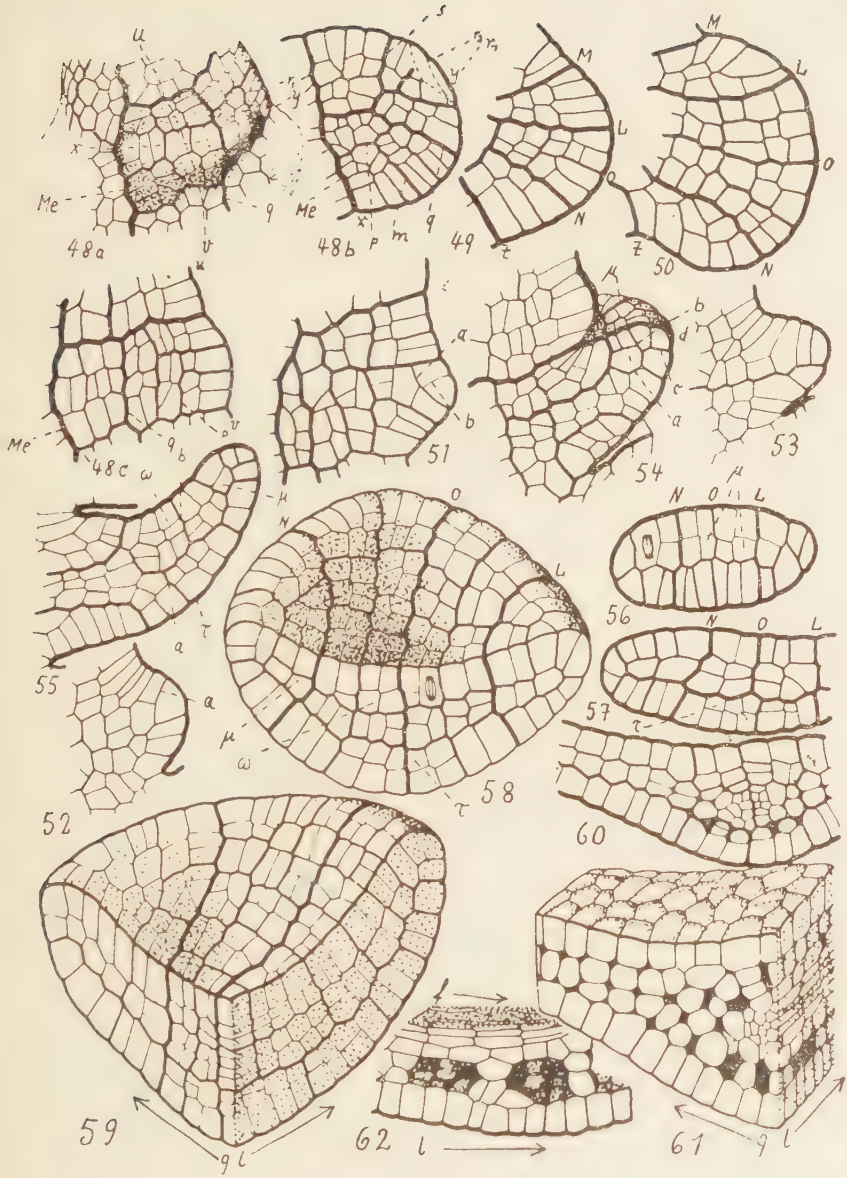


Fig. 48.

a Aufsicht auf eine Blattanlage. Me mediane Segmentwand, q Quadrantenwand, r_1 weitere Segmentaufteilungswand.

b. optischer Flächenschnitt durch die Blattanlage (Schnittebene durch x y bestimmt). q, s, r_1, r_2, p, m siehe Fig. 2

c. optischer Medianschnitt durch die Blattanlage (Schnittebene durch u v bestimmt).

Fig. 49.

Fortgeschritteneres Stadium einer Blattanlage im Flächenschnitt. L, M, N, O, Z die die Anlage und das spätere Blatt fächerförmig in der Fläche aufgliedernden Hauptwände.

Fig. 50.

Medianer Flächenschnitt eines jungen Blattes. Ungleiche Teilungen der Vorderkante führen die Asymmetrie der Fläche herbei. L, M, N, O, Z siehe Fig. 49.

Fig. 51.

Medianer Längsschnitt durch ein junges Blatt. a, b geneigte Wände der Scheitelkante, erste (a) der Spitze des Stammes abgekehrt.

Fig. 52.

Schnitt wie in Fig. 51. Erste geneigte Wand (a) der Scheitelkante der Stammspitze zugekehrt.

Fig. 53.

Schnitt wie in Fig. 51. Ausgleichende Teilungen zur Bildung einer Scheitelkante zeigend.

Fig. 54.

Schnitt wie in Fig. 51. a, b, c, d Segmentwände einer Zelle der Scheitelkante. μ nach innen abgegliederte Zelle eines oberen durch die Scheitelkante gebildeten Segmentes.

Fig. 55.

Stadium der Entwicklung eines Blattes im medianen Längsschnitt. μ vgl. Fig. 54 u. 56. ω vgl. Fig. 58, τ vgl. Fig. 57, a u. b Fig. 54.

Fig. 56.

Querschnitt durch ein junges Blatt nahe seiner Basis, μ erste nach innen abgegliederte Zellen (vgl. Fig. 54). N, O, L vgl. Fig. 49.

Fig. 57.

Querschnitt eines Teiles eines jungen Blattes nahe der Basis, τ zweite von den unteren Segmenten der Scheitelkante nach dem Inneren zu abgegliederten Zellen. Zellen μ (vgl. Fig. 54) sind periklin und antiklin geteilt. N, O, L siehe Fig. 49.

Fig. 58.

Blatt etwa mittleren Entwicklungsstadiums nahe der Basis abgeschnitten. ω durch perikline Teilungen in der obersten Schicht des Blattes dem Blattinneren zugekommene Zellen. L, N, O siehe Fig. 49, μ Fig. 54, τ Fig. 57

Fig. 59.

Hälfte eines nahe der Basis abgeschnittenen Blattes. l → längendimensionale, q → querdimensionale Schnittfläche. Das Blockdiagramm zeigt die Art der Aufteilung.

Fig. 60.

Teilquerschnitt eines fast erwachsenen Blattes. Beginn der Interzellularen- und Leitbündelbildung.

Fig. 61.

Aus der basisnahen Region des Blattes ausgeschnittener Block, den Fortschritt der Interzellularen-Bildung zeigend. l ⟶ längendimensionale, q ⟶ querdimensionale Schnittfläche.

Fig. 62.

Stück aus der morphologischen Unterseite eines Unterblattes nahe der Mediane, die strebenförmigen Zellen des Mesophylls zeigend. l ⟶ längendimensionale, f ⟶ flächendimensionale Schnittfläche.

Noch dann, wenn die Scheitelkante das weitere Wachstum des Blattes übernommen hat, dauern Teilungen in der Region seiner Basis an und verlegen gleichsam, indem sich das damit verbundene Wachstum stengelauswärts auswirkt, die Ursprungswände der Scheitelkante weiter nach außen (Fig. 54 u. 55). Der nicht durch die Tätigkeit der Scheitelkante gelieferte, basale Teil des Blattes besorgt später vornehmlich durch starke, zur Mediane des Blattes quergerichtete Teilung in seiner unteren Region (Fig. 55) und die damit einhergehende längendimensionale Streckung die Trennung der dicht übereinander entstehenden Blätter. Es ergibt sich durch diese Prozesse ein sich vom Stamm mehr oder weniger abhebendes streifenförmiges Polster, das Phyllopodium. Auf Querschnitten durch erwachsene Pflanzen setzen sich die Phyllopodien der in vier Längsreihen stehenden Blätter nach der Dorsal- und Ventralseite der Achse hin schwach, dagegen nach den Flanken zu stark ab, so daß die Achsenquerschnitte je eine laterale Rinne erkennen lassen.

Ein Ueberblick über die den weiteren Ausbau der Fläche wiedergebenden Fig. 49, 50, 58 und 59 bestätigt die Angaben Hofmeisters, daß vornehmlich die Zellen des vorderen Randes sich durch von der Mediane des Blattes divergierende Wände teilen. Die Zahl dieser Wände vermindert sich nach den Seiten hin. In der Flächenansicht beobachtet man oft auch bogenförmig verlaufende Wände (Fig. 50, 58). Schon frühzeitig wird durch Beschleunigung der Teilungen auf einer der Flanken der asymmetrische Bau der Fläche des Blattes herbeigeführt (Fig. 50).

Schon nach Bildung von etwa vier Segmenten in den Zellen der Scheitelkante treten die ersten periklinen Teilungen in dem bis dahin zweischichtigen Blatt auf und zwar stets zuerst in den Segmenten der apikalwärts gelegenen Schicht. Vergleiche die Teilungsspindel der Fig. 56 und die mit μ bezeichneten, nach innen abgegliederten Zellen in den Fig. 54 und 56. Dieser Teilung unterliegen sämtliche Segmente bis nahe zum Rande hin (Fig. 56, 58). Alle drei Schichten des Blattes teilen sich nun anfänglich gleich auf, indem jede Zelle durch kreuzweis gestellte, perikline Wände parallel und senkrecht zur Mittellinie des Blattes zerlegt wird. Dabei teilen sich die Zellen der die morphologische Unterseite des Blattes ausmachenden Schicht schneller und mehr auf als die beiden darüber liegenden Schichten. Durch das damit verbundene Wachstum erhält das Blatt seine löffelförmige Gestalt. Etwa dann, wenn die Zellen der mittleren Schicht des Blattes einmal periklin auf

geteilt wurden, werden in einem schmalen medianen Band der Unterseite die Zellen einer gleichgerichteten Teilung unterworfen (Fig. 57, nach innen abgegliederte Zellen τ). Teilungen parallel den Flächen des Blattes zeigen sich kurz darauf auch in der obersten Schicht und sind auch hier auf eine mediane, bandförmige Region beschränkt (Fig. 55, 58, Zellen ω).

Abgesehen von seltenen Ausnahmen ist damit die Trennung von Blattinnengewebe und Epidermen vollzogen.

Alle Zellen der Schichten des Blattinneren um die Mediane herum werden nun durch perikline Teilung verdoppelt (Fig. 59). Bei zarteren Blättern[1]) fällt diese Teilung in den Zellen der untersten Schicht des Blattinneren hin und wieder aus. (Fig. 60). Die unmittelbar zu beiden Seiten der Mittellinie gelegenen Abkömmlinge der Zellen μ dagegen (Fig. 56) lassen es auch an Teilungen senkrecht zur Fläche des Blattes nicht fehlen. Die hier etwas öfteren antiklinen und periklinen Teilungen liefern die Zellen des Leitbündels des Blattes (Fig. 60). Die Zahl der Teilungsschritte nimmt nach der Spitze zu und nach den Rändern hin ab. Endlich ist, abgesehen davon, daß sich vorwiegend am Grunde des Blattes noch einzelne Zellteilungen abspielen, die Blattsubstanz gebildet (Fig. 60–61). Im Mesophyll reihen sich die Abkömmlinge der Zellen ω und τ (Fig. 58) auf Querschnitten radspeichenförmig aneinander, so daß das Leitbündel axil in diesem System aufgehängt erscheint (Fig. 61). Im Längsschnitt haben die erwähnten Zellaneinanderreihungen strebenförmiges Aussehen (Fig. 62). Jeweils die an die Epidermis der morphologischen Oberseite der Unterblätter und die morphologische Unterseite der Oberblätter anstoßenden Zellen der „Radspeichen" werden zu konisch gestalteten „Scheinpalisaden".

Hand in Hand mit der Herausbildung des Leitbündels und Mesophylls geht das Längenwachstum der Spitze des Blattes, deren Zellen bald verdickt werden und absterben. Etwa jede zweite Zelle des Blattrandes wächst — in basipetaler Folge — zu dornenartigen Gebilden aus. Bezüglich der Struktur des fertigen Blattes verweise ich auf die Arbeit von Gibson (11) (S. 144).

Die Entwicklungsgeschichte der Sporophylle stimmt mit der der vegetativen Blätter fast vollkommen überein. Allerdings wird durch stärkeres Wachstum der Zellen eines medianen Bandes ihrer Unterseite in Längs- und Querrichtung ihre Gestalt die eines tiefen Löffels.

II. Entwicklung der Ligula.

Eine Zusammenfassung der Literatur über die Entwicklungsgeschichte und Struktur der Ligula hat H. Gibson (13) vorgenommen. Erwähnt wird von ihm nicht die Angabe F. Hegelmaier's über die Entwicklung der Ligula von S. spinulosa A. Br.,

[1]) Diese Erscheinung ist häufig bei Oberblättern zu finden, die sich jedoch sonst in ihrer Entwicklungsgeschichte von der der Unterblätter nicht unterscheiden, wenn auch ihr Randwachstum vorzeitiger erlischt.

die aber im wesentlichen die Beobachtungen Hofmeister's (10) bei St. denticulata Spr. und S. Galeottei Spr. bestätigt. Die Untersuchungen von Gibson über die Ligulaentwicklung der Arten S. spinosa P. B. und S. Martensii Spr. ergaben, daß die Absorptionsorgane beider Spezies zwar in der Beschaffenheit der Anlage divergieren, doch in ihrer weiteren Entwicklungsgeschichte gleiches Randwachstum durch transversale Wände und ähnliche Vermehrung der Zellen bei der Bildung des Glossopodiums aufweisen. Später finden wir noch eine kurze Bemerkung über die Ligulaentwicklung der S. spinulosa A. Br. von Bruchmann (7), durch die er jedoch in der Hauptsache auf die Ergebnisse Hegelmaier's und somit letzthin auf die Hofmeister's verweist.

Die Angaben Hofmeister's waren für mich insofern von Wichtigkeit, als sie auch für S. Kraussiana A. Br. gelten. — Er beschreibt die Entwicklung der Ligula aus einer sich zwischen Blatt und Stengel erhebenden Doppelreihe von Zellen der Blattoberseite, deren stengelabgewandte Reihe alsdann durch der Blattspitze zugeneigte Wände einem Wachstum mit einer Anzahl Scheitelzellen den Ursprung gibt. Die Scheitelzellen segmentieren sich durch wechselnd geneigte Wände. Frühzeitig treten in den Segmenten zu den Flächen senkrecht stehende und nach dem Erlöschen der Segmentierung der Scheitelzellen auch dazu parallele Wände auf (Glossopodiumbildung). Die in das Blattgewebe eingesenkten Zellen haben an all den Teilungen keinen Anteil. Das Randwachstum vollzieht sich zuletzt mit einschneidigen Scheitelzellen, die nach Aufgabe ihrer Tätigkeit papillös auswachsen.

Ich habe jedoch das Wachstum der Ligula ganz anders vor sich gehen sehen. Wenn ich auch hinsichtlich der Struktur der Anlage und der späteren Entwicklung im Großen und Ganzen mit Hofmeister übereinstimme, so habe ich doch auch viel zu ergänzen.

Etwa im Winkel zwischen Blatt und Achse erhebt sich eine Doppelreihe, jeweils 6—8 Zellen zählend, auf der Oberseite des Phyllopodiums (Fig. 55, 63, 64). Die weitere Entwicklung geschieht jedoch nicht durch die wechselseitige Segmentierung sich nun bildender zweischneidiger Scheitelzellen, sondern jede Zelle der Doppelreihe teilt sich durch auf der Trennungswand beider Reihen senkrecht bis spitzwinkelig stehende Wände (Fig. 65, 67, 68 u. 69). Nur am oberen Rande von Schnitten nahe der seitlichen Randpartie der Ligula trifft man ein Wachstum durch alternierende, schiefe Teilungswände an (Fig. 72, 73). Die erste in der Ligula-Anlage auftretende Wand fand ich in der Mehrzahl der Fälle in der stammzugekehrten Reihe vor (Fig. 65, Wand a). Bei der Weiterentwicklung werden dann Wände eingeschoben, die jeweils in beiden Reihen in der Höhenlage um etwa eine halbe Zellänge verschoben sind (Fig. 65, 67—69). Schon nach 2—3 Teilungsschritten dieser Art werden die Wände der Ligularscheide eingeschaltet (Fig. 67, Wand s, Fig. 68, Wände s, s'). Noch ehe die Aufteilungen während des eigentümlichen Spitzenwachstums der Ligula erlöschen, erfolgt eine interkalare Vermehrung der Zellen

Es bedeuten für die medianen Längsschnittbilder der Ligula-Entwicklung in den Fig. 63, 65, 67—69, 73, 74, 76 St Stammseite, Bl Blattseite, M (mit Ausnahme der Fig. 73) Trennungswand der Doppelreihe aus Zellen, als die die Ligula in ihrer Anlage erscheint, fernerhin für die Fig. 65, 67, 68, 69 a, b erste, zweite Aufteilungswand der Doppelreihe, für die Fig. 68, 69, 74, 76 s,s′ erste Wände der Ligularscheide.

Fig. 63.
Ligula-Anlage im medianen Längsschnitt des Blattes.

Fig. 64.
Ligula-Anlage im Querschnitt des Blattes.

Fig. 65.
Erste Wandbildungen (a, b) in der Doppelreihe der Ligula-Anlage.

Fig. 66.

Flächenschnitt eines Stadiums der Ligula-Entwicklung etwa der Fig. 65 entsprechend.

Fig. 67.

Weitere Aufteilung der Zelldoppelreihe der Ligula durch zur Fläche etwa senkrechte Wände. Beginnende Ligular-Scheidenbildung durch Wand s.

Fig. 68.

Eine weitere Wand zur Ligular-Scheidenbildung, s′ ist aufgetreten.

Fig. 69.

Interkalare Vermehrung der wechselseitig durch die Segmentwände a, b, c, d, e, f, gebildeten Zellen.

Fig. 70.

Flächenschnitt einer jungen Ligula. Beginnende Verbreiterung ihres vorderen Randes durch zur Mediane schwach divergierende Wände z.

Fig. 71—73.

Schnittbilder seitlicher Randpartien der Ligula. Bedeutung von St, Bl siehe oben.

Fig. 74.

Knickung der Trennungswand (M) der Zelldoppelreihe nach der Achse zu. Platzgreifen einschneidiger Scheitelzellen und beginnende Aufteilung ihrer Segmente (vg. Teilungsspindeln). Herausbildung des Glossopodiums durch Wandbildungen parallel der Ligularfläche (Wände p).

Fig. 75.

Querschnitt einer Ligula in Höhe von x y der Fig. 74. p siehe Fig. 74.

Fig. 76.

Stadium mittlerer Entwicklung der Ligula. Weitere Entwicklung des Glossopodiums durch das Auftreten perikliner Wände. Größenzunahme der in das Blatt eingesenkten Zellen. t bogenförmige Wand.

Fig. 77.

Median halbierte Ligula in etwa ausgewachsenem Zustand, durch zwei verschieden hohe Querschnitte zur Veranschaulichung ihrer inneren Struktur zerlegt. Endzustand der Ligularscheide durch Einschaltung der Wände s_1, s_1' herbeigeführt. t, t′ bogenförmige Wände.

ihrer Basis durch die im wesentlichen akropetal auftretende zur Fläche der Ligula und zu ihrer Längsschnittfläche senkrecht stehende Wände (vgl. die nicht bezeichneten Wände der Fig. 69), später aber auch durch zur Längsschnittfläche parallele Wände. Aber auch die apikale Randpartie wird unter Einschaltung von zur Mediana der Ligula schwach divergierende Wände ziemlich frühzeitig verbreitert (Fig. 70, Wände z). Mit dem Auftreten dieser Teilungen übernimmt alsdann eine Anzahl Randzellen nach Art von einschneidigen Scheitelzellen das weitere Spitzenwachstum der Ligula (Fig. 74), das aber auch von sehr kurzer Dauer ist, jedoch in den seitlichen Regionen entschieden früher auftritt und selbst in den Randzellen von Anfang an vorhanden ist (Fig. 71). Während die interkalare Vermehrung der Zellen, vornehmlich im basalen Teil der Ligula, noch andauert, treten in derselben Region

mehrmals Wände annähernd parallel ihren Oberflächen auf (Fig. 74—77), gefolgt dann noch von Zellteilungen in den verschiedensten Raumrichtungen, wodurch das verbreiterte, mehrschichtige Glossopodiumgewebe entsteht. Die in das Blattgewebe eingesenkten Zellen teilten sich jedoch bisher nicht, sondern nahmen inzwischen stark an Volumen zu. Erst im fast ausgewachsenen Zustande der Ligula wird die Ligularscheide auf beiden Seiten um je eine Wand bereichert (Fig. 77, Wände s_2 und s'_2) und die Mitte des außerhalb des Blattes gelegenen Teiles der Ligula durch Mittelzellen unterbaut (Fig. 76 Wand t, Fig. 77 Wände t, t').

Die durch die einschneidigen Scheitelzellen abgeteilten zwei bis drei Segmente sorgen unter Aufteilungen (vgl. die Teilungsspindel in Fig. 74) noch weiterhin für das Längenwachstum der Ligula, lassen es aber auch an Teilungen, die auf eine Verbreiterung der Spitze abgezielt sind, nicht fehlen. Die den äußeren Rand der abgestumpften Spitze einnehmenden Zellen wachsen während der Längsstreckung fast aller Zellen der Ligula zu eiförmigen Papillen aus (Fig. 77).

Die nunmehr ausgewachsene, von Seyd (15) als Absorptionsorgan experimentell nachgewiesene Ligula, erhält noch, ehe sie schrumpft, in ihrem basalen Teil Kontakt mit den Schraubentracheïden des Blattleitbündels (Fig. 77).

Sporangienentwicklung.

Ueber die Sporangienentwicklung von S. Kraussiana A. Br. findet sich nur eine nennenswerte Angabe bei Hofmeister (10), der diese Art auch hier wieder unter dem Namen S. denticulata Spr. führt.

Dagegen sind andere Arten, darunter vor allem S. spinulosa, oft zur Untersuchung ihrer sporenbildenden Organe herangezogen worden. Ueberblicken wir die Ergebnisse, so zeigen sich divergierende Angaben über den Ursprung des Sporangiums, die Struktur seiner Anlage und die Bildung seines sporogenen Gewebes.

Kantschieder (16) hat in seiner Abhandlung über die Entwicklung der Macrosporangien von S. spinulosa diese abweichenden Angaben unter Literaturhinweisen zusammengestellt, so daß ich mir wohl eine diesbezügliche Wiederholung sparen kann. Hofmeister findet den Ursprung des Sporangiums in einer Epidermiszelle des Stengels. Die Sporenmutterzellen entstehen nach ihm durch wiederholte Zweiteilung aus einer durch ihre Größe ausgezeichneten Archesporzelle. Abgesehen von der Stammbürtigkeit der Sporangien konnte Russow (17) diese Angaben Hofmeister's nicht bestätigen. Vielmehr fand er den Ursprung des Sporangiums durch mehrere Zellen dargestellt und das Archespor aus vielen kleinen, unregelmäßig geordneten Zellen zusammengesetzt.

Durch meine Untersuchungen ließen sich die Angaben Hofmeister's ebenfalls nicht bestätigen. Ich kann mich jedoch auch den Aussagen Russow's hinsichtlich der Beschaffenheit des Archespors nicht anschließen. Aber auch die an anderen Arten gemachten Beobachtungen über den Ursprung des sporenerzeugenden Gewebes fand ich bei S. Kraussiana nicht zutreffend.

Die Entwicklung ihres Sporangiums sah ich, wie folgt, vor sich gehen.

Ohne Rücksicht auf die Segmentgrenzen erheben sich etwas über den Blattachseln an der Achse als leicht gewölbte, opponierte Hügel die Anlagen zweier Sporangien, jeweils aus einer Mittelzelle, umgeben von einem Kranz aus 5—8 Zellen bestehend. Fig. 79 zeigt die Aufsicht auf eine Sporangienanlage mit der Mittelzelle γ und dem sie umgebenden Kranz aus Zellen, deren radiäre Wände mit r bezeichnet seien. Ueber die Form der Zellen unterrichtet uns der mediane Längsschnitt durch die radiär gebaute Anlage[1])

[1]) Die auf dem Schnitt sichtbaren drei nebeneinander liegenden Zellen sind auch von Bower (18), Goebel (19) und Kantschieder (16), sowie Denke (21) beobachtet worden. Aufsichtsbilder bringen die Autoren

(Fig. 78). Sie haben die Gestalt sich nach dem Stamminneren zu verjüngenden Prismen.

Die Frage, ob diese Zellen immer einer Zelle[2]) des Stengelumfanges entstammen, muß ich verneinen, denn ich konnte sehr oft in jungen Sporangienanlagen genetisch alte Wände beobachten (Segmentwände, Hauptaufteilungswände des Segmentes). Freilich besteht auch die Möglichkeit, daß die Anlage in ihrer Aufsicht von genetisch alten Wänden begrenzt ist. In diesem Falle könnten ihre Oberflächenzellen aus einer Zelle entstanden sein.

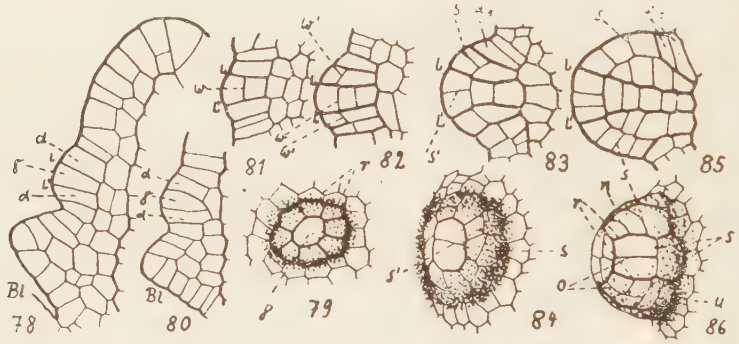


Fig. 78.

Teil eines Längsschnittes des Sporophyllstandes durch die Medianen der Sporophylle. Bl Sporophyllanlage. γ Mittelzelle α Zellen des Zellkranzes der Sporangienanlage. L, L′ opponierte Trennungswände der Mittelzelle von Zellen des Zellkranzes.

Fig. 79.

Aufsicht auf eine Sporangienanlage, etwa dem Stadium der Fig. 78 entsprechend. γ Mittelzelle, r radiär verlaufende Wände der Kranzzellen.

Fig. 80.

Sporangienanlage aus Bogenwänden zusammengesetzt. Schnitt und Bedeutung der Bezeichnungen wie in Fig. 78.

Fig. 81, 82, 83. 85.

Aufeinanderfolgende Stadien der Sporangienentwicklung im Radialschnitt. L, L′ opponierte Trennungswände der Abkömmlinge der Mittelzelle, von denen der Kranzzellen. — Fig. 81 Beginn der Bildung der primären Sporan-

---

nicht, doch ist wahrscheinlich, daß auch die Anlagen der Sporangien der von ihnen untersuchten Arten die gleiche Beschaffenheit wie die der S. Kraussiana besitzen. Auch Hofmeister weist auf einen die Achse des Sporangiums durchziehenden Strang bei S. denticulata Spr. (Kraussiana A. Br.) hin.

[2]) Wenn auch das einzellige Stadium, von dem nach Hofmeister die Sporangienbildung ausgehen soll, seit ihm noch nicht aufgefunden werden konnte, so schließt sich Glück (20) doch der Meinung Hofmeister's an. Auch Bower und Kantschieder lassen die Möglichkeit gelten, daß der Zellkomplex des Sporangiums auf eine Epidermiszelle zurückgeführt werden kann.

giendecke durch die in der Mittelzelle aufgetretene Wand w. — Fig. 82 weitere Abgliederung von Zellen der primären Sporangiendecke durch perikline Wände w′ in den Kranzzellen. — Fig. 83 Teilungen der Mutterzellen der Sporangiendecke durch die Wände s, s′. α_1 eine für die weitere Sporangienentwicklung nicht besonders bedeutungsvolle Zelle eines zweiten Kranzes der Sporangienanlage. — Fig. 85 etwa etagenförmige Aufteilung der Zellen des Sporangiuminneren. s, α_1 siehe Fig. 83.

Fig. 84.

Ein dem Entwicklungsstadium der Fig. 83 etwa entsprechendes seitliches Aufsichtsbild eines Sporangiums. s, s′ siehe Fig. 83.

Fig. 86.

Ein dem Entwicklungsstadium der Fig. 85 etwa entsprechendes seitliches Aufsichtsbild eines Sporangiums, das die Aufteilung seiner Peripherie durch die Wände n, o, s, u zeigt. r siehe Fig. 79.
L, L′ bedeuten opponierte Trennungswände der Abkömmlinge der Mittelzelle von den Kranzzellen.

In anderen Fällen treten bei der Sporangienanlage Bogenwände auf (Fig. 80), ohne daß aber, wie ich annehme, ein Sporangium nach leptosporangiatem Typ sich bildet. Das Ziel ist in diesem Falle dasselbe, nur der Weg, auf dem es erreicht wird, ist von dem normalen verschieden.

In wieder anderen Fällen fand ich die Sporangienanlage aus einer Mittelzelle und zwei Kränzen[1]) aus Zellen zusammengesetzt. So scheint im Schnittbild der Fig. 83 die Zelle des äußeren Kranzes, α_1, sich am Aufbau des Sporangiums zu beteiligen, doch zeigt schon das etwas fortgeschrittenere Stadium in Fig. 85, daß solche Zellen nicht weiter in die Entwicklung des Sporangiums einbezogen werden oder höchstens in die Ausbildung des Stieles einbegriffen werden können.

Kehren wir nun zum Normalfall der Sporangienanlage zurück, so zeigen die Mittelzelle, γ, und die Kranzzellen das Auftreten zur Oberfläche des Sporangiums paralleler Wände (Fig. 81, 82, Wände w und w′), die fast in der Regel nach außen hin die Mutterzellen der Sporangiendecke abtrennen. Die dadurch entstandenen inneren Zellen teilen sich nach Vergrößerung stockwerkartig durch zur Basis des Sporangiums ungefähr parallel gerichtete Wände auf (Fig. 85, 87). Es besteht eine relative Konstanz der Zahl dieser parallelen Wände in der Mittelzelle und den Kranzzellen. Während dieser Aufteilungen wird das junge Sporangium als Halbkugel über die Stammperipherie hinausgehoben, nicht jedoch, ohne daß auch die Zellen der primären Sporangiendecke[2]) Teilungen eingehen. So findet sich in den aus den Kranz-

[1]) Der zweite Kranz wird zumeist durch antikline Teilung eines ursprünglichen Kranzes gewonnen. Er kann aber auch von Anfang an vorhanden sein.

[2]) Als primäre Sporangiendecke ist die einfache Schicht der Sporangienwandlung bis zum Auftreten der endgültigen doppelten Abschlußschicht zu verstehen.

zellen hervorgegangenen Mutterzellen der Decke fast ausnahmslos eine antikline Teilung durch eine allmählich sich parallel zur Basis des Sporangiums stellende Wand (Fig. 83, 84 Wand s). Gleichzeitig mit dieser Teilung oder schon etwas früher, tritt auch in der von der Mittelzelle gelieferten Zelle der Sporangiendecke eine antikline Teilungswand auf (Fig. 83, 84 Wand s').

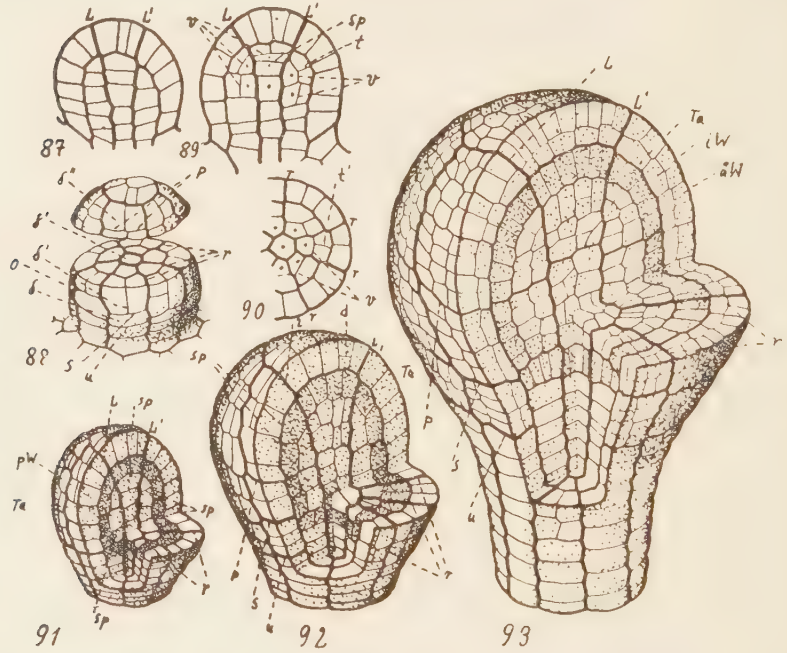


Fig. 87.

Gegenüber Fig. 85 weiter fortgeschrittene Aufteilung des Sporangieninnern.

Fig. 88.

Räumliche Darstellung eines durch einen Querschnitt geöffneten Sporangiums etwa dem Stadium der Fig. 87 entsprechend. s, o, u, p Aufteilungswände der primären Sporangiumdecke, δ, δ', δ'' die durch diese entstandenen Zellen. γ Abkömmling der Mittelzelle der Sporangienanlage.

Fig. 89.

Radialschnitt eines jungen Sporangiums. Abgliederung der Tapete durch Wände v von dem sporenbildenden Gewebe im engeren Sinne (mit Punkten versehen). t Aufteilungswand einer Tapetenmutterzelle. sp Aufteilungswand einer sporogenen Zelle.

Fig. 90.

Teilquerschnitt eines Sporangiums, etwa dem Stadium der Fig. 89 entsprechend (Bezeichnung wie in Fig. 89). t' radiale Aufteilungswand der Tapete. r radiale Wände der ursprünglichen Kranzzellen.

Fig. 91—93.

Räumliche Bilder der Sporangienentwicklung. Es bedeuten für Fig. 91—93 Ta Tapete, r radiale Wände der aufgeteilten Kranzzellen der Sporangienanlage, für Fig. 92 u. 93 u, s, p genouetisch alte Wände der Sporangiendecke. — Fig. 91 Aufteilung der Zellen des sporogenen Gewebes durch der Basis des Sporangiums parallele Wände sp. pW primäre Decke des Sporangiums. — Fig. 92 weitere Aufteilung der sporogenen Zellen durch dreidimensional aufeinander senkrechte Wände in den Abkömmlingen der Mittelzelle. d Wand, die die Sporangiendecke doppelschichtig macht. — Fig. 93 Stadium der Sporangienentwicklung, in dem ungefähr die Bildung der Sporenmutterzellen vor sich gegangen ist. äW äußere, iW innere Abschlußwand des Sporangiums.

Nehmen wir nun die Entwicklung der Sporangiendecke vorweg, so unterliegen die zuletzt genannten Zellen, die den oberen Teil des Sporangiums bedecken, weiterhin einer Aufteilung durch kreuzweise gestellte, antikline Wände (Fig. 86, 87). Auf die erste Teilungswand der seitlichen Mutterzellen der Sporangiendecke folgt in den oberen Tochterzellen eine auf ihr senkrecht stehende, antikline Wand (Fig. 86, 88 Wand o), selten eine zur ersten Teilungswand parallele (Fig. 86 Wand n). Die unteren Tochterzellen, in ihrer Gesamtheit einen basalen Ring bildend, teilen sich parallel der Basis des Sporangiums. Durch diese sich oft wiederholende Teilung und durch die gleichgerichteten Teilungen im basalen Teil der Mittelzelle wird der Stiel des Sporangiums gebildet. Selten trifft man im Stiel neben den ursprünglichen weitere radiär verlaufende Wände an (Fig. 93). Die Grenze zwischen Sporangienstiel und Sporangienkopf ist nach dem oben Dargelegten also peripher ungefähr durch die Wand s gegeben. Die oberhalb dieser Wand liegenden Zellen der Sporangienwand teilen sich weiterhin antiklin kreuzweise auf und zwar so, daß die Wiederholung solcher Teilungsschritte von oben nach unten abnimmt (vgl. hierzu den Aufteilungsgrad der in der Fig. 92 durch die Wände L, p, s abgegrenzten Zellkomplexe mit ihren Ursprungszellen δ, δ′, δ″ der Fig. 88). In Fig. 92 ist das Stadium der Aufteilung der Sporangiendecke erreicht, in dem nunmehr durch perikline Teilungen die endgültige Beschaffenheit der Wandung als eine doppelte eingeleitet wird (beachte Wand d). Fig. 93 zeigt die äußere (ä. W.) und innere Wandung (i. W.) bereits gebildet und ihre Zellen in weiteren antiklinen Teilungen durch kreuzweis gerichtete Wände begriffen. Die äußere Wandung verdickt später ihre Zellen — im Schnitt gedacht — U-förmig, doch lag es nicht in meiner Absicht, die Auflagerungen, wie überhaupt die weitere Wandbildung in Einzelheiten zu verfolgen.

Wenden wir uns daher wieder der Zerlegung im Sporangieninnern zu, so zeigt Fig. 89 durch einen periklinen Teilungsschnitt, dargestellt durch die Wände v, die Trennung von Tapetenzellen und eigentlichen sporenbildenden Zellen. Aus diesem Stadium der Sporangienentwicklung läßt sich auf die Zahl der Archesporzellen schließen. Sie kann von Fall zu Fall näher festgestellt werden, wenn wir uns daran erinnern, daß die axil gelegene Mit-

telzelle und die sie umgebenden Kranzzellen etwa derselben Zahl an Aufteilungen unterliegen. Jede einzelne dieser Zellen liefert zwei Archesporzellen[1]) (vgl die mit einem Punkt versehenen Zellen im radialen Längsschnitt (Fig. 89) unter Kombination des dazu passenden Querschnittes (Fig. 90)). Die Aufteilung der von der Tapete umhüllten Zellen vollzieht sich allgemein so, daß jede einzelne Zelle sich zunächst durch Wände parallel zur Basis des Sporangiums teilt (Fig. 91, 92 Wände sp). Die in der Fig. 89 aufgetretene Wand, sp, zeigt den Beginn dieser Teilungen in den Abkömmlingen der Mittelzelle, die in der Regel in den Aufteilungen vorauseilen und sich zur besseren Ausrundung des Sporangiums zuweilen auch zuerst durch zu seiner Basis senkrecht gerichtete Wände zerlegen. Bei der weiteren Vermehrung der sporogenen Zellen kann gewöhnlich das Auftreten dreidimensional aufeinander senkrecht stehender Wände konstatiert werden. Etwa in dem Stadium, in dem die durch die Wand sp gebildeten, seitlich gelegenen Zellen des sporogenen Gewebes einen einmaligen solchen Teilungsablauf vollzogen, die axil gelegenen jedoch noch außerdem weitere Aufteilungen erfuhren, ist der Zustand dieser Zellen erreicht, in dem wir sie als Sporenmutterzellen ansprechen (Fig. 93). Schon in einem sehr wenig fortgeschritteneren Stadium sieht man an der Lockerung der Zellen aus ihrem Verbande, daß die Bildung der Sporen bald erfolgen wird.

Ueber die Sporenbildung liegen bereits Ergebnisse vor. Die bedeutungsvollsten Angaben macht Fitting (22). Speziell über die Sporenentwicklung der S. Kraussiana hat Campbell (23) gearbeitet. In einer Nachuntersuchung fand er die mehr für andere Arten gewonnenen Ergebnisse Fitting's im wesentlichen auch für S. Kraussiana zutreffend. Die während der Reduktionsteilung auftretenden Erscheinungen sind für S. Kraussiana, wie auch für andere Arten, von Graustein (24) geschildert worden.

Die Aufteilung der Tapetenzellen geht mit der Zerlegung des sporogenen Gewebes einher und zwar nur durch zweidimensional rechtwinklig zueinander gestellte, antikline Wände. Der Anfang sei unter Kombination der Schnittbilder (Fig. 89 und 90) durch die Wände t und t' gezeigt. Zwischen sporogenem Komplex und dem Gewebe des Stieles wird durch eine Mittelschicht aus Zellen unter ebenfalls zweidimensionaler Aufteilung schon sehr

---

[1]) Bezüglich der Zahl der Archesporzellen kam ich für S. Kraussiana zu einem anderen Ergebnis als Göbel und Kantschieder, die diese für S. spinulosa — wie es übrigens Hofmeister auch bei S. Kraussiana angibt — nur durch eine hypodermale Zelle der axilen Reihe dargestellt sahen. Ich vermag mich aber auch der weiteren Angabe Kantschieder's nicht anzuschließen, daß das sporenerzeugende Gewebe außer der Herkunft von dieser einen Archessporzelle durch Zellen der Stielmitte ergänzt wird. Unzulänglich sind hier auch die an S. Martensii gewonnenen Ergebnisse Bower's, wonach mindestens zwei nebeneinander liegende Zellen das sporogene Gewebe einen Gewerbekörper darstellt, doch seinen Aussagen, daß der sporogene Zellkomplex aus unregelmäßig gelagertenn Zellen aufgebaut ist, vermag ich mich für S. Kraussiana nicht anzuschließen.

frühzeitig, allerdings wenig auffällig, der basale Teil der insgesamt als Hohlkugelhälfte gestalteten Tapete hinzugefügt.

Die die anfänglichen Stadien der Sporangienentwicklung von S. spinulosa im radialen Schnitt darstellenden Figuren bei Bower, Goebel und Kantschieder stimmen mit den Beobachtungen, die ich bei S. Kraussiana machte, überein. So glaube ich annehmen zu dürfen, daß die weitere Entwicklung der Sporangien der von ihnen untersuchten Spezies in den Hauptzügen die gleiche ist, wie ich sie für S. Kraussiana beschrieb.

Zuletzt sei noch daran gedacht, daß durch ungleiches Wachstum der Kranzzellen die Mittelzelle aus ihrer axilen Lage früher oder später verdrängt werden kann. Ich halte das zwar nicht für gänzlich ausgeschlossen, doch habe ich mich vergebens bemüht, einen solchen Fall einmal zu Gesicht zu bekommen. Auf Längsschnitten wird häufig eine derartige Verdrängung vorgetäuscht. Ich vermochte mich jedoch immer davon zu überzeugen, daß letzten Endes die Schnittrichtung im Verein mit der oft anzutreffenden Verkürzung des medianen Durchmessers des Sporangiums — die zuweilen auch zu einem mehr oder weniger asymmetrischen Bau führt — daran Schuld hatte. Es empfiehlt sich daher, mit Totalpräparaten zu arbeiten und erst nach Feststellung ihrer Gestalt durch optische Schnitte ihre innere Struktur zu studieren.

Zitierte Literatur.

1. Braun, Al.: Blattstellung und Verzweigung bei Selaginella und Lycopodium. Verhdlgn. d. bot. Vereins f. Brandenburg. **16—18,** 60—63 (1874).
2. Wand, A.: Beiträge z. Kenntnis des Scheitelwachstums u. der Verzweigung bei Selaginella. Flora, **106,** 237—263 (1914).
3. Treub, M.: Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii Spring. Musée Botan. de Leide, 99—126 (1875).
4. Straßburger, E.: Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. Botan. Ztg., **31,** 81—93, 97—110, 113—119 (1873).
5. Bruchmann, H.: Vom Prothallium der großen Spore und von der Keimesentwicklung einiger Selaginellaarten. Flora, **99,** 12—51, spec. 48, (1909).
6. Pfeffer, W.: Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella. Botan. Abhdlgn. aus d. Gebiet d. Morphologie u. Physiologie, hrsgg. v. Hanstein. **1,** Heft 4, 1—80, (1871).
7. Bruchmann, H.: Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br., Gotha1897.
8. — Von den Vegetationsorganen der Selaginella Lyallii Spring. Flora, **99,** 436—464, (1909).
9. Nägeli, C. und Leitgeb, H.: Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beitr. z. wissenschaftl. Botan. Heft 4, 73—116, spez. S. 74, (1868).
10. Hofmeister, W.: Vergleichende Untersuchungen höherer Kryptogamen. 111—125, Lpz. 1851.
11. Gibson, R. J. Harvey: Contributions towards a Knowledge of the Genus Selaginella, Spr. III. The leaf. Ann. of Bot., **11,** 127—155, (1897).
12. Hofmann, H.: Zur Embryologie der Selaginellaceen. Flora, **104,** 182, (1912).
13. Gibson, R. J. Harvey: Contributions towards a Knowledge of the anatomy of the Genus Selaginella, Spr. II. The Ligule, Ann. of Bot., **10,** 77—88, (1896).
14. Hegelmaier, F.: Zur Kenntnis einiger Lycopodinen. Bot. Ztg., **32,** 481—488, 497—505, 513—522, (1874).
15. Seyd, W.: Zur Biologie von Selaginella, Diss. Jena 1910.
16. Kantschieder, M.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Macrosporangien von Selaginella spinulosa. 34. Jahresber. d. niederösterreichischen Landes-, Real- und Ober-Gymnasiums in Horn, 1—15, (1906).
17. Russow, E.: Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen . . . Mêm. de l'Accademie de St. Pétersbourg, VII. Sér., **19,** 134 bis 140, (1872).

18. Bower, F. O.: Studies in the Morphology of Spore-producing Members. — Equisetinae and Lycopodiaceae. Philos. Transactions of the Royal Society of London. (B.), **185,** 522—525 (1894).

19. Goebel, K.: Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Ztg., **39,** 697—706, 713—720, (1881).

20. Glück, H.: Die Sporophyllmetamorphose. Flora, **80,** 302—387, spez. 355—356 (1895).

21. Denke, P.: Sporenentwicklung bei Selaginella. Beihefte zum Botan. Zentralbl. **12,** 182—199, (1902).

22. Fitting, H.: Bau und Entwicklungsgeschichte der Macrosporen von Isoetes und Selaginella und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Ztg. **58,** 107—165, (1900).

23. Campbell, D. H.: The structure and developement of Mosses and Ferns. 485—504, London 1895.
Studies on the Gametophyte of Selaginella. Ann. of Bot., **16,** 419—428, (1902).

24. Graustein, J. E.: Evidences of Hybridism in Selaginella. Bot. Gaz., **90,** 46—74, (1930).

Lebenslauf.

Am 16. November 1909 wurde ich, Wilhelm Eiffert, als Sohn des Lehrers Oskar Eiffert und seiner Ehefrau Emma, geb. Ranft, in Körle bei Kassel geboren.

Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1916 bis Ostern 1920 besuchte ich die Volksschule meines Geburtsortes, Ostern 1920 trat ich in die Sexta des Reform-Realgymnasiums (vormals Vilmarsches Institut) zu Melsungen ein und bestand dort Ostern 1926 das Einjährigen-Examen. Von Ostern 1926 an besuchte ich die Oberrealschule I zu Kassel, wo ich Ostern 1929 das Reifezeugnis erlangte.

Im Sommersemester 1929 bezog ich die Universität Marburg, um Biologie, Chemie, Physik und Leibesübungen zu studieren. Vom Wintersemester 1929/30 bis Wintersemester 1930/31 studierte ich in Göttingen, im Sommersemester 1931 in Greifswald und kehrte alsdann im Wintersemester 1931/32 nach Marburg zurück, um mich nur dem Studium der Botanik zu widmen. Das Rigorosum bestand ich am 15. 5. 1935.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Privatdozenten

in Marburg: Alverdes, Boeminghaus, Claussen, Döpp, Frank, Grüneisen, Jaeck, Jaensch, Mahnke, Mattes, Meerwein, Nauck, Nordhausen, Schlieper, Strecker, Wedekind, Weigel;

in Göttingen: Feist, Frank, Hoffmann, Holtz, Jander, Kröning, Kühn, Pohl, Saller, Schellenberg, Schmucker, Stadtmüller, v. Wettstein, Windaus;

in Greifswald: Fredenhagen, Fricke, Hückel, Kingreen, Matthes, Metzner, Rödiger.

Ihnen allen danke ich für meine Weiterbildung.

Die vorliegende Arbeit entstand im Botanischen Institut der Universität Marburg.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. P. Claussen, danke ich herzlich dafür, daß er mich dieses hochinteressante Gebiet bearbeiten ließ und mir während meiner Untersuchungen immer mit seinem von mir hochgeschätzten Rat zur Seite stand.